ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE

ANNEE : 1984 THESE : 45

ANATOMIE ET HISTOLOGIE DE L'ESTOMAC ET DE L'INTESTIN DES MAMMIFERES DE LABORATOIRE

ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE

THESE

pour le Doctorat Vétérinaire
(Diplôme d'Etat)
Présentée et soutenue publiquement en 1984
devant l'Université Paul Sabatier de Toulouse

par

Bruno, Michel, André DOUSSET
Né le 21 août 1955 à SAINT-NAZAIRE (Loire-Atlantique)

MEMBRES DU JURY

Président : Monsieur GUILHEM
Professeur à l'Université Paul Sabatier de Toulouse

Assesseurs : Monsieur VAN HAVERBEKE
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Monsieur CABANIE
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE

ANNEE : 1984 THESE : 45

ANATOMIE ET HISTOLOGIE DE L'ESTOMAC ET DE L'INTESTIN DES MAMMIFERES DE LABORATOIRE

ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE

THESE

pour le Doctorat Vétérinaire
(Diplôme d'Etat)
Présentée et soutenue publiquement en 1984
devant l'Université Paul Sabatier de Toulouse

par

Bruno, Michel, André DOUSSET
Né le 21 août 1955 à SAINT-NAZAIRE (Loire-Atlantique)

MEMBRES DU JURY

Président : Monsieur GUILHEM
Professeur à l'Université Paul Sabatier de Toulouse
Assesseurs : Monsieur VAN HAVERBEKE
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse
Monsieur CABANIE
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

MINISTERE DE L'AGRICULTURE

ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE

Directeur ..... M. LAUTIE
Directeur honoraire ..... M. FLORIO
Professeurs honoraires ..... MM. BRIZARD
..... SAURAT
..... GODFRAIN

PERSONNEL ENSEIGNANT

CHAIRE DE PHARMACIE ET TOXICOLOGIE

Professeur titulaire : ..... Mme BURGAT-SACAZE
Maître-Assistant ..... M.PETIT

Pharmacie et Toxicologie

CHAIRE DE PHYSIQUE ET CHIMIE BIOLOGIQUES ET MEDICALES

Professeur titulaire ..... MM.RICO
Professeur sans chaire ..... BRAUN
Maître-Assistant Agrégé ..... BENARD

Physique biologique et médicale
Chimie biologique et médicale
Informatique biologique et médicale

CHAIRE D'ANATOMIE DES ANIMAUX DOMESTIQUES

Professeur titulaire ..... MM. PAVAUX
Maître-Assistant agrégé ..... LIGNEREUX
Maître-Assistant Agrégé ..... SAUTET

Organogénèse - Tératologie
Anatomie Générale - Anatomie appliquée

CHAIRE DE PHYSIOLOGIE,PHARMACODYNAMIE ET THERAPEUTIQUE

Professeur titulaire ..... MM. RUCKEBUSCH
Professeur sans chaire ..... FARGEAS
Maître-Assistant Agrégé ..... TOUTAIN

Physiologie - Pharmacodynamie - Thérapeutique

CHAIRE D'HISTOLOGIE - ANATOMIE PATHOLOGIQUE

Professeur titulaire ..... MM. VAN HAVERBEKE
Professeur sans chaire ..... CABANIE
Maître-Assistant Agrégé ..... MAGNOL

Histologie - Embryologie
Anatomie Pathologique - Clinique

CHAIRE D'HYGIENE ET INDUSTRIE DES ALIMENTS D'ORIGINE ANIMALE

Professeur titulaire ..... MM.LABIE
Maître de Conférences ..... EECKHOUTTE
Maître-Assistant Agrégé ..... Mme BENARD

Hygiène, Inspection, Contrôle et Technologie des denrées alimentaires
d'origine animale - Clinique

CHAIRE DE PARASITOLOGIE ET MALADIES PARASITAIRES

Professeur titulaire ..... MM. DORCHIES
Maître de Conférences ..... FRANC
Maître-Assistant Agrégé ..... DUCOS DE LAHITTE

Zoologie appliquée - Ecologie - Parasitologie externe -
Dermatologie Parasitologie interne - Clinique

CHAIRE DE SEMIOLOGIE ET PATHOLOGIE MEDICALE DES EQUIDES ET CARNIVORES ET DE LEGISLATION

Professeur titulaire ..... MM. LESCURE
Professeur sans chaire ..... GUELFI
Maître-Assistant Agrégé ..... REGNIER

Sémiologie et Pathologie Médicale des Equidés et Carnivores
Législation Vétérinaire et Déontologie Clinique

CHAIRE DE PATHOLOGIE MEDICALE DU BETAIL
ET DES ANIMAUX DE BASSE-COUR

Professeur titulaire ..... MM. TOURNUT
Maître de Conférences ..... BEZILLE
Maître-Assitant ..... JOUGLAR

Sémiologie et Pathologie Médicale du Bétail
et des animaux de basse-cour
Clinique - Consultation itinérante

CHAIRE DE PATHOLOGIE CHIRURGICALE

Professeur titulaire ..... MM. CAZIEUX
Maître de Conférences ..... GENEVOIS
Maître-Assistant Agrégé ..... AUTEFAGE
Maître-Assistant ..... FAYOLLE

Propédeutique et Sémiologie chirurgicale - Radiologie -
Technique chirurgicale - Anesthésiologie - Pathologie Chirurgicale -
Traumatologie - Podologie orthopédique - Clinique

CHAIRE DE PATHOLOGIE DE LA REPRODUCTION

Professeur titulaire ..... MM. FERNEY
Professeur sans chaire ..... ROYAL
Maître-Assistant ..... BERTHELOT

Pathologie de l'appareil génital et de la mamelle -
Sémiologie et propédeutique - Pathologie de la Reproduction -
Obstétrique et pathologie du nouveau-né - Clinique -
Consultation Itinérante

CHAIRE DE MALADIES CONTAGIEUSES - ZOONOSES -
LEGISLATION SANITAIRE

Professeur titulaire ..... MM. CHANTAL
Maître-Assistant ..... PICAVET
Maître-Assistant ..... LACHERETZ

Epidémiologie - Maladies Contagieuses
Zoonoses - Législation Sanitaire - Clinique

CHAIRE DE PATHOLOGIE GENERALE - MICROBIOLOGIE -
IMMUNOLOGIE

Professeur titulaire ..... MM. LAUTIE
Maître de Conférences ..... EUZEBY
Maître-Assistant ..... MILON

Microbiologie - Immunologie -
Pathologie Générale

CHAIRE D'ELEVAGE ET ECONOMIE

Professeur titulaire ..... MM. QUEINNEC
Professeur sans chaire ..... DARRE
Maître-Assistant ..... Mme QUEINNEC

Ethnologie - Génétique animale - Extérieur - Zootechnie et économie générales -
Ethologie appliquée, Sciences, Techniques, Economie de l'Elevage et des Productions Animales -
Insémination artificielle - Organisation de l'Elevage

CHAIRE D'ALIMENTATION

Professeur titulaire ..... MM. FALIU
Professeur sans chaire ..... GRIESS
Maître-Assistant ..... ENJALBERT

Botanique appliquée et bromatologie
Agronomie - Alimentation

CHARGES D'ENSEIGNEMENT

MM. les Professeurs ANGELIER, ARMENGAUD, COMBES, COMBRET, CROS, FERNET ET MAZENC.

La Faculté et l'Ecole déclarent n'être pas responsables des opinions émises par les candidats (délibération de la Faculté en date du 10 mai 1891 et du Conseil de l'Ecole en date du 13 juin 1924).

A NOTRE PRESIDENT DE THESE

Monsieur le Professeur GUILHEM
de l'Université Paul Sabatier de Toulouse

Nous le remercions pour l'honneur qu'il nous a fait de présider notre jury de thèse.

Hommage respectueux.

-:-:-:-

A NOTRE JURY DE THESE

Monsieur le Professeur VAN HAVERBEKE
de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Qui nous a inspiré de sujet de thèse.

Qu'il veuille bien trouver ici
l'expression de notre vive gratitude.

-:-:-:-

Monsieur le Professeur CABANIE
de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Que nous remercions vivement de nous avoir fait l'honneur
d'accepter de faire partie de notre jury de thèse.

Hommage respectueux.

INTRODUCTION

-o-o-o-

Nous nous proposons, dans ce travail, de faire une étude bibliographique de l'anatomie et de l'histologie de l'estomac et de l'intestin des mammifères de laboratoire. Quels sont ces animaux? Si on se réfère à l'ouvrage de DUMAS (1953) (23) sur les animaux de laboratoire on retiendra: le cobaye, le lapin, la souris, le rat (le rat d'élevage, le rat sauvage, le rat du coton *(sigmodon hispidus)* et le rat palmiste ou mérion), le hamster, le furet, le spermophile, les singes, le chien, le chat, la poule et le pigeon. Quant à HOFFMANN (1963) (30) dans son précis sur les animaux de laboratoire, il ne retient que: le chien, le chat, le furet, le lapin, le cobaye, le hamster, le rat, la souris, la poule et la grenouille.

Nous éliminerons tout d'abord la poule, le pigeon et la grenouille, qui sortent du cadre de notre étude consacrée aux seuls Mammifères. Nous ne retiendrons pas non plus le rat du coton, le rat palmiste ni le spermophile qui ne sont pratiquement pas utilisés et sur lesquels la littérature est plus que discrète. En ce qui concerne les Primates, bien qu'ils soient de plus en plus utilisés au laboratoire, la littérature est assez pauvre. Mis à part quelques travaux (12),(25),(44),(70), traitant de la classification des différentes espèces de Primates, ou présentant l'écologie ou les conditions d'élevage et la pathologie propres à telle ou telle espèce, nous n'avons pratiquement pas rencontré d'articles traitant de façon précise de l'anatomie et de l'histologie de l'estomac ou de l'intestin des Primates (64),(202),(247),(248). Ce manque d'information nous a obligé à éliminer ce groupe de notre étude.

Nous avons donc retenu: le chat, le chien, le cobaye, le furet, le hamster, le lapin, le rat et la souris. Nous avons divisé cette étude en deux parties: une première partie anatomique et une seconde consacrée à l'histologie.

PREMIERE PARTIE

-o-o-o-

ANATOMIE

Dans cette première partie consacrée à l'anatomie de l'estomac et de l'intestin des Mammifères de laboratoires, nous envisagerons successivement chaque espèce retenue. Pour chacune de ces espèces, nous étudierons l'anatomie de l'estomac puis celle de l'intestin. Nous avons essayé de faire figurer sous forme de tableaux les résultats des différentes mesures effectuées sur ces viscères, dont nous avons pu prendre connaissance.

I. LE CHAT

I.1. Anatomie de l'estomac.

I.1.1. Conformatoin externe.

L'estomac du chat est situé à gauche du plan médian et a une forme en "U". La branche gauche de ce "U", qui fait suite au cardia placé assez haut et très proche du plan médian, est une dilatation en forme de poche, beaucoup plus longue et large que la branche droite. Cette dernière, ou "partie pylorique", a une morphologie de type intestinal et fait suite à la branche gauche en se recourbant vers l'avant. Le pylore présente une striction nettement visible (MAC LEOD (1937) (41)). La grande courbure, de convexité externe, se dirige vers l'avant puis vers l'arrière en longeant la paroi abdominale. La petite courbure, qui s'étend entre le cardia et le pylore est orientée vers l'avant et vers le haut (HOFFMANN (1963)(30)).(fig.1)

I.1.2. Conformation interne.

La muqueuse gastrique présente les mêmes caractéristiques sur toute son étendue; elle est molle, spongieuse et humide. Elle est épaisse et de coloration brun-rouge dans le cul-de-sac gauche et tend à s'amincir et s'éclaircir vers l'antre pylorique où elle vire au brun-jaune. Elle forme des plis plus ou moins anastomosés

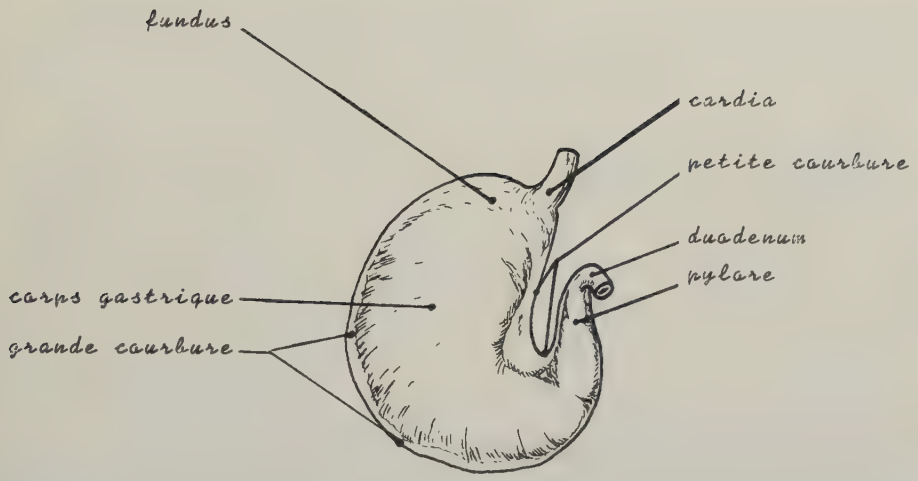


Fig.1: Conformation externe, vue postérieure.
(d'après BARONE (1968)(7))

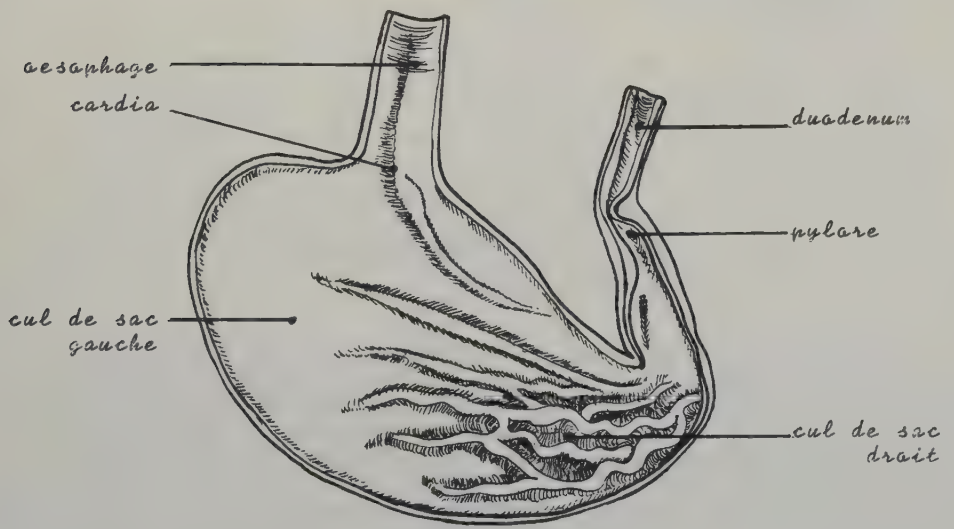


Fig.2: Conformation interne de l'estomac.
(d'après BOURDELLE et BRESSOU (1953)(11))

au niveau de la grande courbure et sur chacune des faces qui se prolongent jusqu'à l'antre pylorique et s'arrêtent brusquement au niveau du pylore (BOURDELLE et BRESSOU (1953)(11)). (fig.2)

I.1.3. Situation et rapport.

L'estomac est logé dans la partie gauche de la cavité abdominale; son grand axe est dirigé en arrière, en bas et en dedans (HOFFMANN (1963)(30)). En état de réplétion, il repose sur la paroi abdominale inférieure. La rate est appliquée contre sa face externe, le processus papillaire du foie s'engage entre le cardia et le pylore.

I.1.4. Quelques données numériques.

La capacité de l'estomac du chat est de 300 à 350 ml (BARONE (1968)(7)).

I.2. Anatomie de l'intestin.

I.2.1. Quelques données numériques.

I.2.1.1. Longueur.

BARONE (1968)(7) donne les dimensions suivantes:

- intestin grèle : de 1 à 1,5 m,
- gros intestin : de 20 à 50 cm,
- caecum ..... : de 2 à 3 cm.

COLIN, cité par BOURDELLE et BRESSOU (1953)(11), propose des valeurs légèrement différentes :

	% de la l.t.	min. en m	Max. en m	moyenne en m
longueur totale	-	1,57	2,34	2,07
intestin grèle	83 %	1,27	1,94	1,72
gros intestin	17 %	0,30	0,40	0,35

I.2.1.2. Capacité.

BOURDELLE et BRESSOU (1953)(11) proposent les valeurs suivantes :

	min. en ml	Max. en ml	moyenne en ml
capacité totale	213	257	238
intestin grêle	95	127	114
gros intestin	118	130	124

I.2.2. L'intestin grêle.

I.2.2.1. Le duodenum.

Il est long d'une douzaine de centimètres; il suit d'abord, dans sa partie antérieure, un court trajet en direction externe jusqu'au lobe droit du foie (HOFFMANN (1963)(30)); puis il prend une direction postérieure. On lui reconnait trois parties :

- une partie descendante qui va de la 9° côte jusqu'à l'articulation des 6° et 7° vertèbres lombaires;
- une partie caudale ou courbure caudale qui décrit approximativement un "U", située dans un plan horizontal très près du plafond de la cavité abdominale;
- et une partie ascendante qui va, en se dirigeant crânialement et vers la gauche, de cette courbure caudale jusqu'à la courbure duodeno-jejunale, située nettement à gauche du plan médian, approximativement en regard de la 3° vertèbre lombaire (PIERARD (1972)(55)).

I.2.2.2. Le jejunum.

C'est le segment le plus long de l'intestin; il décrit plusieurs anses très mobiles, appendues à un large mésentère (PIERARD (1972)(55))dans la partie inférieure de la cavité abdominale, entre la face viscérale de l'estomac et l'entrée du bassin. Il est séparé du plafond de la cavité abdominale par la branche gauche du colon, ou colon ascendant (MAC LEOD (1937)(41)). Le jejuno-ileon augmente nettement de diamètre dans sa deuxième moitié. On remarque seulement 5 à 6 plaques de Peyer de 1cm à 3cm de

longueur.La plus grande, qui mesure 5 à 8cm est située dans l'iléon (BARONE (1968)(7)).

I.2.2.3. L'ileon.

L'ileon continue le jejunum sans que l'on ne remarque de transition. Il coupe ventralement la courbure duodenale caudale (PIERARD (1972)(55)) et après un court trajet s'ouvre sur la face interne du colon ascendant (HOFFMANN (1963)(30)).

I.2.3. Le gros intestin.

I.2.3.1. Le caecum.

Considéré comme la première partie du gros intestin, le caecum est un petit diverticule conique du colon (PIERARD (1972)(55)). Il est recourbé en crochet à pointe arrondie et mesure 2 à 3cm de long. Sa concavité est tournée vers l'ileon auquel il est rattaché par un pli ileo-caecal; sa pointe montre une importante plaque de Peyer (BARONE (1968)(7)).(fig.3 et fig.4)

I.2.3.2. Le colon.

Le colon est d'un calibre nettement supérieur à celui de l'intestin grèle (BARON (1968)(7)). On lui reconnait trois parties qui sont disposées grossièrement selon un "U" à branches dissymétriques (MAC LEOD (1937)(41));

- la première partie ou colon ascendant est la plus courte. Le colon ascendant monte le long de la paroi abdominale droite, en suivant l'axe de l'ileon, jusqu'à la hauteur de l'artère mésentérique crâniale; là il s'infléchit vers la gauche pour former la courbure droite du colon;
- la portion transverse qui suit un trajet de droite à gauche, plaquée sous le plafond de la cavité abdominale jusqu'à la courbure gauche du colon (PIERARD (1972)(55)), en arrière et ventralement au rein gauche (MAC LEOD (1937)(41)).
- Le colon descendant, qui constitue la portion la plus longue du colon, se dirige caudalement en suivant un trajet pratiquement rectiligne le long du plafond de la cavité abdominale, vers l'entrée du bassin où lui fait suite le rectum (PIERARD (1972)(55)).

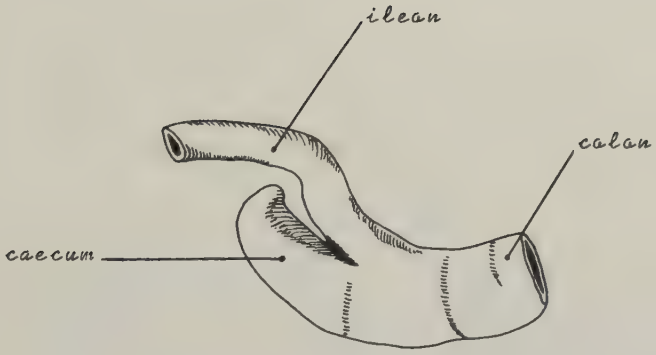


Fig.3: Caecum du chat, vue externe.
(d'après BOURDELLE et BRESSOU (1953)(11))

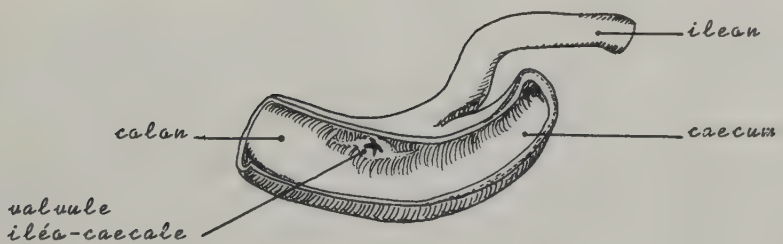


Fig.4: Caecum du chat, coupe longitudinale.
(d'après BOURDELLE et BRESSOU (1953)(11))

I.2.3.3. Le rectum.

Le rectum correspond à la portion du gros intestin qui se situe dans la filuère pelvienne. Ses derniers centimètres sont contractés mais la portion antérieure a un diamètre égal à celui du colon descendant. La séreuse péritonéale se limite à une bande étroite à l'entrée du bassin et le méso-rectum est très court (MAC LEOD (1937)(41)).

II. LE CHIEN.

II.1. Anatomie de l'estomac.

II.1.1. Conformation externe.

La forme de l'estomac du chien rapelle celle d'un "croissant" (PIERARD (1972)(55)) ou de la lettre "C" (MILLER (1964)(46)). Pour BOURDELLE et BRESSOU(1953)(11) l'estomac du chien ressemble à une poire dont la partie rétrécie serait repliée sur la partie renflée. Au niveau du cardia, situé à gauche du plan médian, l'oesophage se joint à l'estomac de telle façon que sa face droite se continue par la petite courbure sans démarcation (MILLER (1964)(46)). A gauche et dorsalement, après l'échancrure cardiale, se développe une vaste dilatation grossièrement hémisphérique : le fundus. Le corps de l'estomac se ressert progressivement jusqu'à la partie pylorique. Cette dernière correspond à peu près au tiers distal de l'organe. Elle est elle-même divisée en une antre pylorique qui occupe ses deux premiers tiers et en un canal pylorique, correspondant au tiers distal, qui se termine par le pylore(MILLER (1964)(46)). C'est la seule partie de l'estomac qui se trouve située à droite du plan médian (PIERARD (1972)(55)). (fig.5)

II.1.2. Conformation interne.

Si ce n'est une zone péri-cardiale où la muqueuse est mince, claire et forme des plis courts et peu saillants, la muqueuse gastrique a le même aspect sur toute la surface de l'organe; elle est molle, spongieuse, humide, épaisse et de coloration beige dans le cul-de-sac gauche. Elle s'amincit et s'éclaircit vers l'antre pylorique où elle vire au gris. Au milieu de la grande courbure

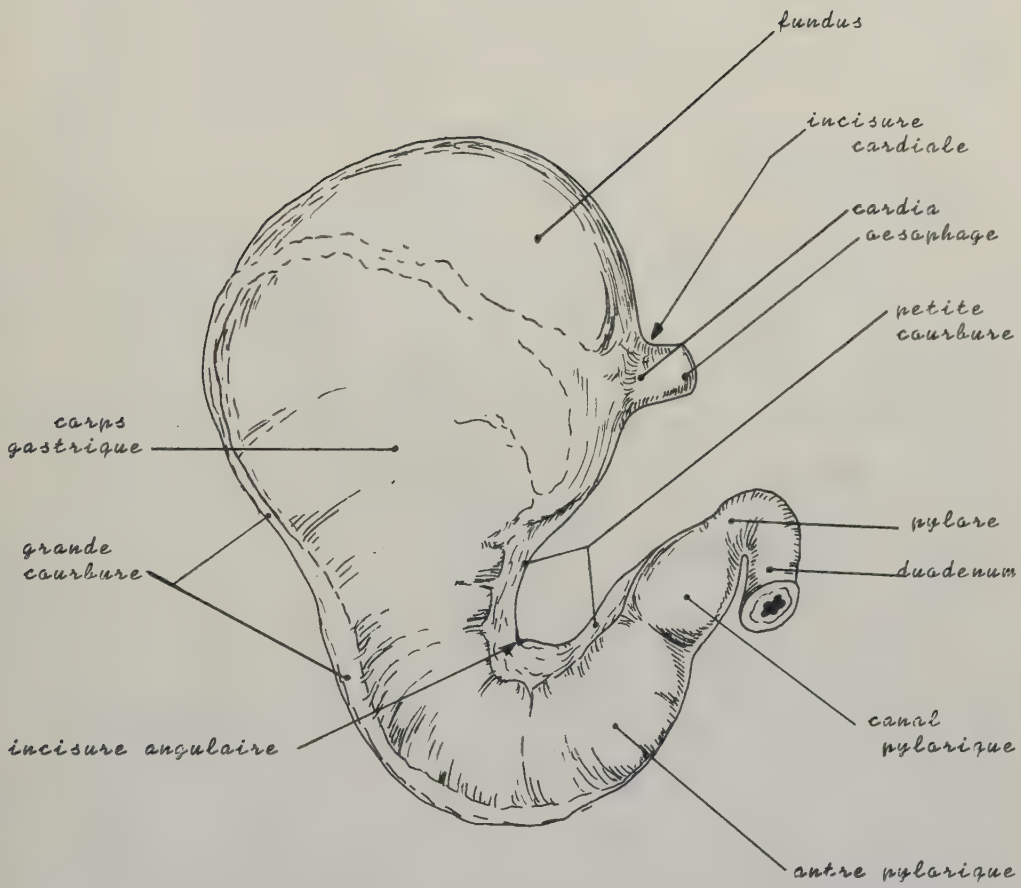


Fig.5: Estomac du chien, vue postérieure externe.
(d'après BARONE (1968)(7))

et sur les parties inférieures de chacunes des faces, elle forme des plis assez élevés, sinueux mais pratiquement parallèles entre eux, orientés grossièrement suivant la grande courbure. Ils sont moins développés dans la partie pylorique et disparaissent à l'entrée du duodenum (BOURDELLE et BRESSOU (1953)(11)). (fig.6)

II.1.3. Situation et rapport.

Exception faite de la partie pylorique située à droite, l'estomac du chien se situe entièrement à gauche du plan médian. Il est orienté obliquement, la partie crâniale étant plus dorsale que la partie caudale. Quand il est vide, l'estomac n'est pas en contact avec la paroi abdominale. Sa face viscérale ou dorsale est en contact avec le pancréas; sa face pariétale ou ventrale est en contact avec le foie et l'intestin; elle entre en contact avec la paroi abdominale lorsque l'estomac est plein.

II.1.4. Quelques données numériques.

II.1.4.1. Capacité

La capacité de l'estomac du chien est très variable selon la taille de l'animal. Pour BOURDELLE et BRESSOU (1953)(11) elle varie entre 0,6 et 8 l; pour BARONE (1968)(7) elle se situe entre 0,5 et 7 l; quant à MILLER (1964)(46) il la situe entre 0,5 et 8 l. HOFFMANN (1963)(30) l'estime à 100 à 250 cm^3 par Kg de poids corporel.

II.1.4.2. Le poids.

Pour COLIN, cité par BOURDELLE et BRESSOU (1953)(11), le poids de l'estomac du chien varie de 65g à 251g soit de 0,621 % à 1,385 % du poids du corps. Pour BARONE (1968)(7) il est compris entre 70g et 250g. DELANEY (1964)(21) l'estime à 0,65 % du poids total et précise que le poids de l'antre pylorique correspond à 20 % du poids de l'estomac. ANDERSEN (1970)(2) note que chez le Beagle le poids de l'estomac correspond à 0,9 % du poids total.

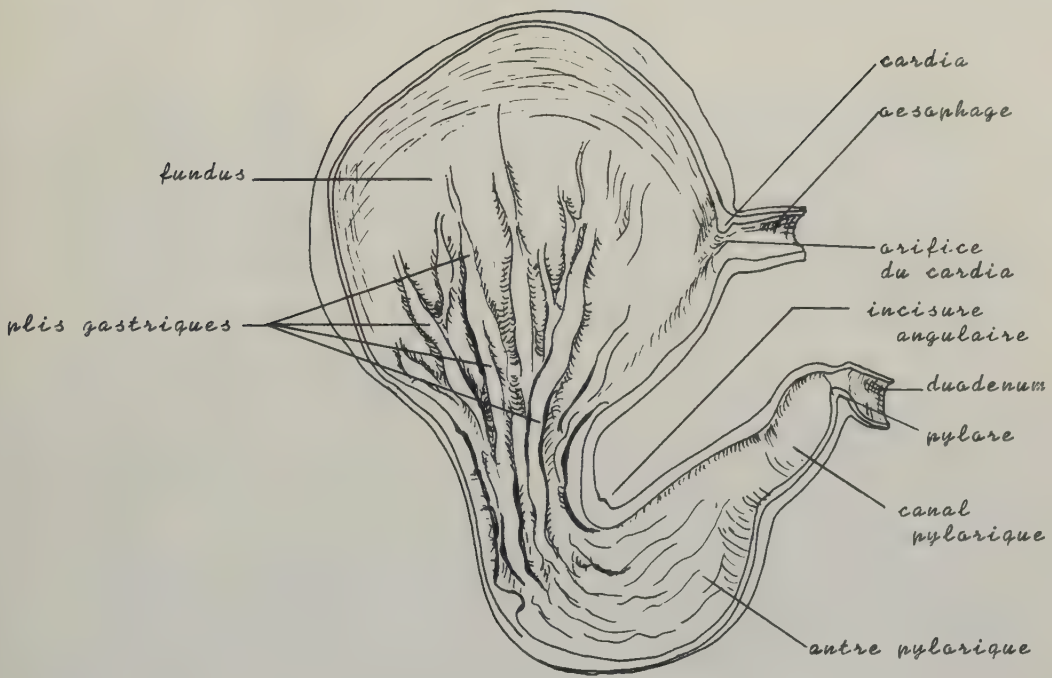


Fig.6: Estomac du chien, conformation interne.
(d'après BARONE (1968)(7))

II.2. Anatomie de l'intestin.

II.2.1. Quelques données numériques.

Comme chez tous les carnivores, l'intestin du chien est relativement court et son diamètre varie peu de l'intestin grêle au gros intestin.

II.2/1/1/ Longueur.

MILLER (1964)(46) évalue la longueur totale de l'intestin du chien à 3,5 fois celle du corps. Pour HOFFMANN (1963)(30) elle atteint 5 fois cette longueur. PIERARD (1972)(55) note que la longueur de l'intestin grêle correspond à 87 % de la longueur totale de l'intestin. COLIN, cité par BOURDELLE et BRESSOU (1953)(11) donne les dimensions suivantes :

	% de la l.t.	min. en m	Max. en m	moyenne en m
longueur totale	-	2,26	7,31	4,82
intestin grêle	85 %	2,00	6,10	4,14
caecum	2 %	0,03	0,16	0,08
colon	13 %	0,23	1,05	0,60

II.2.1.2. Capacité.

BARONE (1968)(7) évalue la capacité moyenne de l'intestin grêle à 1,6 l et celle du gros intestin à 0,7 l. BOURDELLE et BRESSOU (1953)(11) donnent les chiffres suivants :

	min. en l	Max. en l	moyenne en l
capacité totale	0,33	5,52	2,62
intestin grêle	0,25	3,10	1,62
caecum	0,01	0,20	0,09
colon	0,07	2,22	0,91

II.2.1.3. Poids.

ANDERSEN (1970)(2) travaillant sur des Beagles adultes d'un poids moyen de 9,37 Kg, donne les résultats suivants :

	longueur en cm	poids en g	capacité en ml
langue	12	46	-
oesophage	30	23	60
estomac	-	85	450
intestin grêle	225 à 290	266	200 à 300
caecum	-	8,3	8 à 12
colon	25	53	200 à 300

II.2.2. L'intestin grêle.

II.2.2.1. Le duodenum.

Des trois parties de l'intestin grêle c'est la portion la plus fixe. Il est caractérisé par la brièveté de ses parties crâniale et transverse, alors que la partie descendante est relativement longue (BARONE (1968)(7)). MILLER (1964)(46) évalue sa longueur moyenne à 25 cm et lui reconnait quatre portions :

-une portion crâniale *(pars cranialis)* qui fait suite au pylore de telle façon que sa face droite est beaucoup plus longue que sa face gauche. Elle se dirige vers l'arrière, en regard de la demi-hauteur de la 9ème côte. Elle est en contact avec le foie par ses faces dorsale et latérale et avec le pancréas par sa face médiale; elle repose sur l'estomac;

-une portion descendante *(pars descendens)* longue d'environ 15 cm qui se dirige vers l'arrière jusqu'à l'entrée du bassin sa face latérale étant en contact avec le haut de la paroi abdominale droite. Sa face médiale est en contact avec le caecum et, vers l'avant, avec le colon ascendant;

-une portion caudale *(flexura duodeni caudalis)* longue d'environ 5 cm qui fait la jontion entre les portions descendante

et ascendante. Elle forme un "U" dans un plan horizontal en regard de la 6ème vertèbre lombaire; elle est en relation avec la portion terminale de l'ileon et avec le jejunum ventralement.

-enfin une portion ascendante *(pars ascendens)*, longue de 6 à 8 cm, qui se dirige obliquement vers l'avant et la gauche; elle approche le colon descendant et plonge vers le bas en regard du pôle crânial du rein gauche, puis elle se continue par le jejunum.

Contrairement aux autres espèces, le duodenum du chien contient des plaques de Peyer (TITKEMEYER et CALHOUN (1955)(67)); il contient même la majeure partie des formations lymphoïdes de l'intestin grèle; ces plaques mesurent environ 20 mm sur 15 mm et on en compte une vingtaine; le reste de ces formations est situé au début du jejunum (BARONE (1968)(7)).

II.2.2.2. Le jejunum.

Il occupe tout le bas de la cavité abdominale, depuis l'hypochondre jusqu'à l'entrée du bassin; il décrit une huitaine de circonvolutions, appendu à un long mésentère (environ 15 à 20 cm).

II.2.2.3. L'ileon.

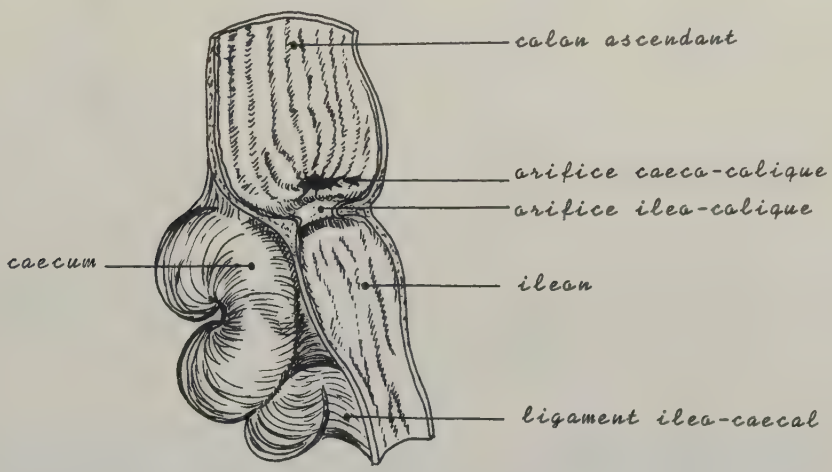
L'ileon du chien est relativement bref et se dirige vers l'avant et la droite à partir de la région prépubienne pour rejoindre l'origine du colon, caudalement et médialement au rein droit (BARONE (1968)(7)). L'ileon s'ouvre dans un renflement colique initial qui peut être assimilé à la crosse du caecum chez le cheval (BOURDELLE et BRESSOU (1953)(11)). L'ileon contient moins de plaques de Peyer que le reste de l'intestin grèle, y compris le duodenum (TITKEMEYER et CALHOUN (1955)(67)).

II.2.3. Le gros intestin.

II.2.3.1. Le caecum.

Le caecum du chien est peu développé, sa longueur moyenne est de 5 à 6 cm et son diamètre de 1 à 2 cm. HOFFMANN (1963)(30) signale qu'il peut atteindre 20 cm chez les gros chiens. Sa paroi est très mince et il a la forme d'un "S" (BOURDELLE et BRESSOU

(1953)(11) ou d'une spirale irrégulière et terminée par une extrémité arrondie dirigée ventro-caudalement ou transversalement (BARONE (1968)(7)). Sa cavité s'ouvre dans le renflement initial du colon et sa muqueuse est riche en follicules lymphoïdes (BOURDELLE et BRESSOU (1953)(11)). Il se situe en regard de la 3ème ou de la 4ème vertèbre lombaire, dans le flanc droit (BARONE (1968)(7). (fig.7)



(fig.7)- Coupe longitudinale de l'orifice ileo-colique, vue ventrale. (d'après MILLER (1964)(46))

II.2.3.2. Le colon.

Le colon possède un diamètre de 2 à 3 cm et est long d'environ 25 à 60 cm. Il est lisse et ses différentes portions sont peu individualisées, les courbures étant à peine marquées. Il est plaqué sous le plafond de la cavité abdominale (BARONE (1968)(7). Le colon du chien prend la forme d'un "U" à branches très ouvertes

et dirigées vers l'arrière (BOURDELLE et BRESSOU (1953)(11)). On lui reconnait trois portions :

- le colon ascendant qui est très court (enviros 5 cm) et longe médialement le duodenum descendant pour se diriger vers le diaphragme jusqu'en regard de l'artère mésentérique crâniale où il s'infléchit à gauche et forme la courbure droite du colon (PIERARD (1972) (55)). MILLER (1964) (46) signale qu'occasionnellement le colon ascendant peut faire défaut;
- le colon transverse, très court lui aussi (environ 7 cm) forme une courbe régulière, ouverte vers l'arrière, qui contourne la racine du mésentère. Il est en relation crânialement et ventralement avec l'estomac (BARONE(1968)(7));
- enfin le colon descendant qui est la portion la plus longue (environ 12 cm); il est pratiquement rectiligne sauf chez certains individus où sa terminaison décrit une légère inflexion (ébauche de colon sigmoïde). Il se continue par le rectum (BARONE (1968)(7)).

II.2.3.3. Le rectum.

Le rectum débute à l'entrée de la cavité pelvienne et se termine en regard de la 2ème ou 3ème vertèbre coccygienne, au début du canal anal. Il est rectiligne, long d'environ 5 cm et d'un diamètre de 3 cm. Le méso-rectum qui le fixe à la paroi ventrale du sacrum est court (environ 1 cm) et épais (MILLER (1964)(46)).

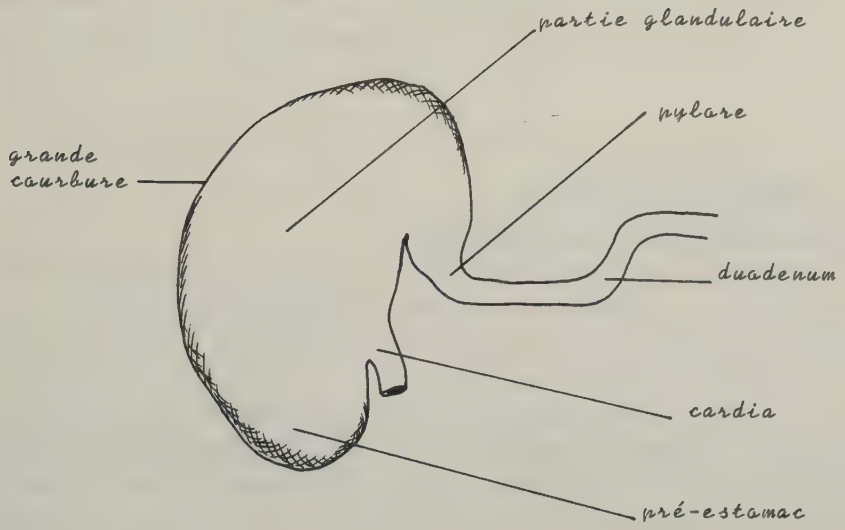
III. LE COBAYE.

III.1. Anatomie de l'estomac.

III.1.1. Conformation externe.

L'estomac du cobaye, comme celui du lapin a la forme d'une cornue mais son cul-de-sac gauche est cependant moins développé que chez ce dernier. La partie pylorique qui fait saillie du côté droit est incurvée dorsalement et est moins importante que celle de l'estomac du lapin, du rat ou de la souris. La séparation entre le préestomac et la partie glandulaire est marquée sur la face

externe par une scissure (MORIN (1965)(50)). (fig.8)



(fig.8)- Estomac du cobaye, conformation externe.
(d'après HOFFMANN (1963)(30))

III.1.2. Conformation interne.

La muqueuse gastrique, de teinte gris-rosé, est légèrement ridée et présente des plis parallèles orientés en direction du pylore. La muqueuse de la partie pylorique est de couleur jaune-rougeâtre alors que celle du fundus est gris-verdâtre (MORIN (1965)(50)).

III.1.3. Situation et rapport.

L'estomac est situé en arrière du foie; l'axe "cardia-pylore" est orienté transversalement, la petite courbure étant tournée vers l'avant et le haut alors que la grande courbure est dirigée vers le bas. Cette dernière peut atteindre la paroi abdominale inférieure lorsque l'estomac est en état de réplétion. Il répond par sa face antérieure, à la face abdominale du lobe latéral gauche du foie et par sa face postéro-supérieure il est en contact avec la rate (HOFFMANN (1963)(30)).

III.1.4. Quelques données numériques.

L'estomac du cobaye a une longueur moyenne de 5 cm pour une largeur de 3 cm. Sa capacité est d'environ 15 à 25 ml (MORIN(1965)(50)).

III.2. Anatomie de l'intestin.

III.2.1. Quelques données numériques.

La longueur totale de l'intestin du cobaye représente environ 9 fois celle du corps de l'animal. HOFFMANN (1963)(30) donne les chiffres suivants :

	% de la l.t.	min. en cm	Max. en cm	moyenne en cm
longueur totale	-	212	249	225
duodenum	4,5	8	12	10
ileon-jejunum	59	129	146	134
intestin grêle	63	137	158	142
gros intestin	37	75	100	86

III.2.2. L'intestin grêle.

III.2.2.1. Le duodenum.

A partir du pylore, le duodenum s'oriente vers l'avant et le haut jusqu'à atteindre la face abdominale du foie. Là il s'infléchit vers le bas, en arrière et légèrement en dehors, suit cette direction pendant quelques centimètres puis, en regard de la face postérieure de l'estomac, il se recourbe vers l'extérieur et atteint la paroi abdominale droite; là il se dirige vers l'arrière jusqu'à environ 1 cm en arrière du rein droit. Il se dirige alors vers le plan médian et se continue par le jejunum (HOFFMANN (1963)(30)).

III.2.2.2. Le jejunum.

Il forme plusieurs anses irrégulières appendues à un mésen-

tère assez long, qui se répartissent principalement dans la partie supérieure droite de la cavité abdominale, en arrière de l'estomac glandulaire. La dernière anse se porte à proximité de l'origine du mésentère et l'ileon lui fait suite.

III.2.2.3. L'ileon.

La limite jejuno-ileale est donnée par la présence du ligament ileo-caecal. Après un court trajet dirigé vers l'extérieur, l'ileon s'ouvre sur la face interne du caecum.

III.2.3. Le gros intestin.

III.2.3.1. Le caecum.

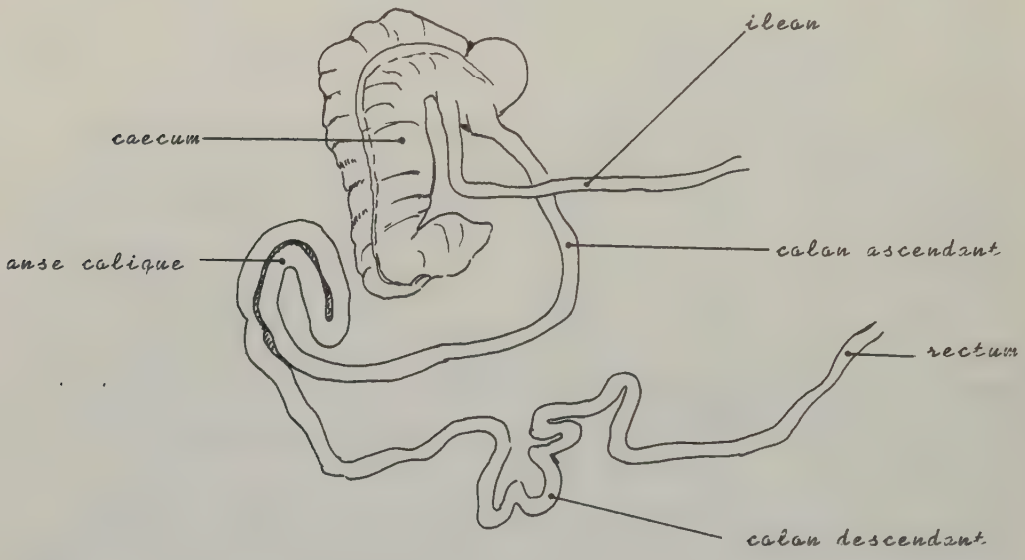
Le caecum est la portion la plus volumineuse de l'intestin du cobaye. On lui reconnait trois parties sans limites très précises: la tête, portion la plus volumineuse où s'ouvre l'ileon et où débute le colon ascendant, puis le corps et la pointe. Ces trois parties sont grossièrement disposées en fer à cheval, la concavité étant dirigée à gauche. De la pointe du caecum part un long diverticule intestinal: l'appendice caecal,qui s'accole au bord externe du caecum, croise sa face postérieure et se termine par une extrémité fermée qui flotte librement au niveau de la première partie du duodenum (DUMAS (1953)(23)). A partir de l'endroit où débute le colon, se développent deux bandes fibreuses longitudinales, placées en face l'une de l'autre, entre lesquelles la paroi caecale est dilatée de chaque côté par des bosselures (HOFFMANN (1963)(30)). (fig.9)

III.2.3.2. Le colon.

Le colon ascendant présente à son origine un petit cul-de-sac de la taille d'un pois. Il longe le caecum puis forme une anse colique en "U", comprenant une branche primaire interne et une branche secondaire externe; cette anse est située en bas et en dehors, dans la partie antérieure droite de la cavité abdominale.

Le colon transverse vient se porter du côté gauche du corps en avant de l'artère grande mésentérique.

Puis le colon descendant, appendu à un mésentère assez long, forme quelques anses qui se situent au milieu et en haut de la partie gauche de la cavité abdominale. Il se dirige ensuite vers le plan médian, s'oriente vers l'arrière et se continue par le rectum (HOFFMANN (1963)(30)).



(fig.9)- Gros intestin du cobaye.
(d'après HOFFMANN (1963)(30))

III.2.3.3. Le rectum.

Il est rectiligne et situé dans la filière pelvienne.

IV. LE FURET.

IV.1. Anatomie de l'estomac.

IV.1.1. Conformation externe.

L'estomac du furet est cylindrique, étiré et ressemble à une anse intestinale dilatée. Il comprend deux parties:

- une partie cardiale, dorsale et gauche, à laquelle on reconnait deux portions: une "grosse tubérosité" grossièrement hémisphérique et un corps gastrique qui va en se rétrécissant; le cardia se situe à la jonction de ces deux portions;
- une partie pylorique ou intestiforme, plus allongée, ventrale et droite, qui est séparée de la première par un rétrécissement assez net (DEMANGE (1952)(22)).

La jonction duodeno-stomacale montre une constriction bien marquée (PODDAR (1976)(222)).

IV.1.2. Conformation interne.

La muqueuse de l'estomac du furet est rosée et recouverte d'un épais mucus qui lui confère une sensation onctueuse au toucher. Elle présente de nombreux plis longitudinaux très prononcés surtout dans la partie intestiforme (DEMANGE (1952)(22)).

IV.1.3. Situation et rapport.

L'estomac est en contact avec la face viscérale du lobe gauche du foie et avec le diaphragme. Son grand axe est orienté obliquement de haut en bas et d'arrière en avant. Par sa face antéro-externe, il répond aux trois dernières côtes. La rate est appliquée plus ou moins intimement sur sa grande courbure, selon son état de réplétion. Sa face postérieure est en contact avec la queue du pancréas, le jejunum et le colon transverse. La face supérieure du corps gastrique et de la portion pylorique est recouverte en grande partie par le pancréas (DEMANGE (1952)(22)).

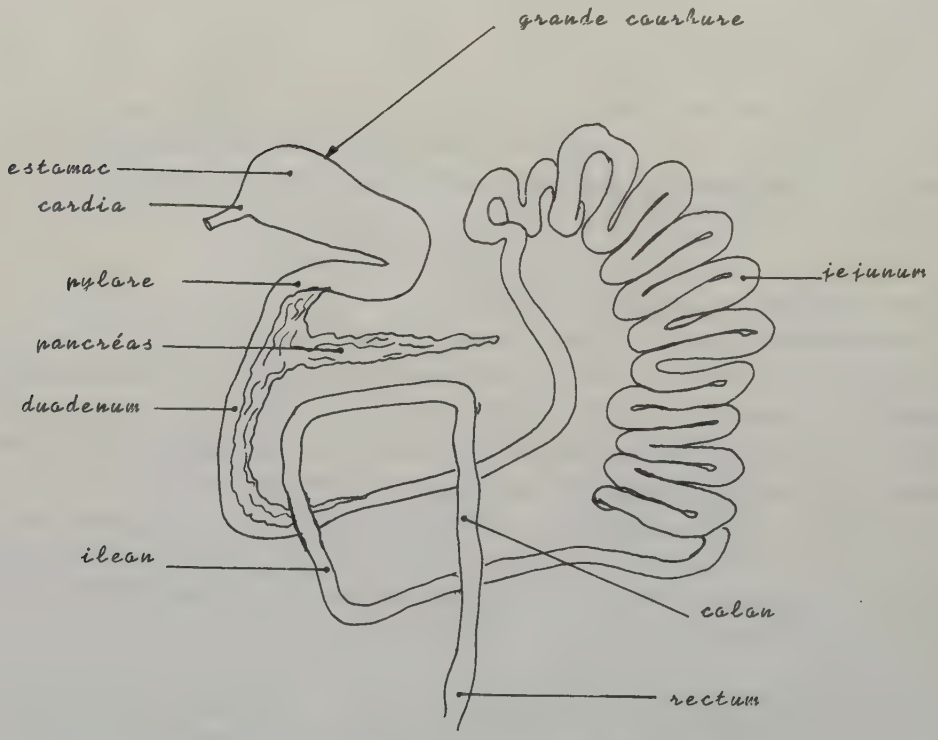
IV.1.4. Quelques données numériques.

La capacité de l'estomac est très variable, le corps gastrique étant très dilatable, à l'inverse de la portion intestiforme; on l'évalue en moyenne à 12 ou 15 cm^3. Le poids de l'estomac vide

est de 5 à 6,5 g. Une fois déplié sa longueur est de 10 à 12 cm (DEMANGE (1952)(22)). PODDAR (1976)(222) précise que la petite courbure mesure environ 7 cm.

IV.2. Anatomie de l'intestin.

L'intestin du furet présente deux particularités remarquables; son diamètre est pratiquement constant sur toute sa longueur; et il ne possède pas de caecum. Ces deux particularités rendent difficile sinon impossible la distinction des différentes parties habituelles de l'intestin. Seule la topographie permet de distinguer un duodenum, un jejuno-ileon, un colon et un rectum. (fig.10)



(fig.10)- Estomac et intestin du furet.
(d'après HOFFMANN (1963)(30))

IV.2.1. Quelques données numériques.

La longueur totale de l'intestin est de 1,90 m; son diamètre qui est pratiquement constant est de 5 mm. DEMANGE (1952)(22) donne les chiffres suivants :

duodenum	9 à 10 cm
jejuno-ileon	165 à 170 cm
colon	10 à 12 cm
rectum	3 à 4 cm

PODDAR (1976)(222) obtient des données légèrement différentes:

duodenum	10 cm
jejuno-ileon	140 cm
colon	7 cm
rectum	2 cm

IV.2.2. L'intestin grêle.

IV.2.2.1. Le duodenum.

On lui reconnait trois portions, respectivement de 1,25 à 1,5 cm, de 5 à 5,5 cm et de 3 à 3,25 cm de longueur,disposées grossièrement selon un "C" (PODDAR (1976)(222)). Le duodenum débute par un renflement, en regard du hile du foie, puis se recourbe de bas en haut et se dirige vers la face interne droite de l'abdomen en couvrant la partie intestiforme de l'estomac. En rapport avec les lobes droit et caudé du foie, il descent vers l'entrée du bassin sous le rein droit, puis se courbe de droite à gauche, croise le plan médian derrière l'artère mésentérique et se continue par le jejuno-ileon. Sa petite courbure est en contact avec la tête du pancréas, sa grande courbure successivement avec la face viscérale du foie,la paroi abdominale et des anses intestinales; sa face inférieure repose, en partie transverse, sur le colon ascendant.

IV.2.2.2. Le jejuno-ileon.

Il est appendu à un long mésentère et ses anses irrégulières remplissent la plus grande partie de la cavité abdominale. Bien que l'absence de caecum et donc de ligament ileo-caecal rende la limite jejuno-ileale imprécise, il semble qu'en se basant sur des données histologiques, il faille appeler ileon la partie de l'intestin grêle qui longe le duodenum descendant en se dirigeant vers l'avant. L'ileon se poursuit sans qu'il n'y ait de limite extérieure décelable à l'oeil nu (si ce n'est un léger épaississement de la paroi) (HOFFMANN (1963)(30)).

IV.2.3. Le gros intestin.

IV.2.3.1. Le colon.

Le colon décrit une anse ouverte vers l'arrière; on lui reconnait trois portions :

- le colon ascendant, très court (environ 2 cm), qui se dirige vers l'avant jusqu'au bord postérieur de la partie droite de l'estomac;
- le colon transverse, long de 3 à 3,5 cm, qui se dirige vers le haut et à gauche jusqu'à la face inférieure du rein gauche;
- enfin le colon descendant qui lui fait suite après une courbure de 90°; il mesure environ 5 à 6 cm de long et se dirige en suivant le plan médian vers l'entrée du bassin, où il se continue par le rectum (DEMANGE (1952)(22)).

IV.2.3.2. Le rectum.

Etant donnée l'absence de "S" iliaque, on situe son origine à l'entrée du bassin.

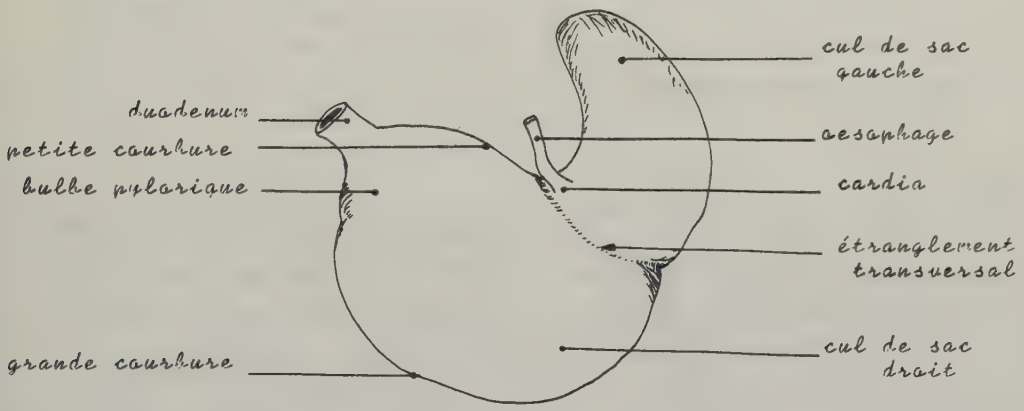
V. LE HAMSTER.

V.1. Anatomie de l'estomac.

V.1.1. Conformation externe.

l'estomac du hamster est nettement divisé en deux cul-de-sac, un gauche et un droit, par un étranglement transversal. Le cardia

se situe sur la petite courbure, légèrement à gauche (environ 2 mm) de l'étranglement transversal. la grande courbure semble formée par deux arcs de cercle, unis par une de leurs extrémités au niveau de la striction transverse. Le cul-e-sac gauche, que certains auteurs appèlent "rumen", est formé par une dilatation cylindrique, en doigt de gant, dont l'extrémité est incurvée. Le cul-de-sac droit, plus volumineux, globuleux et applati, se termine par une dilatation en forme d'ampoule, l'antre pylorique. L'emplacement du pylore est marqué par un étranglement annulaire nettement visible (BROSSEAU (1962)(15)). (fig.11)



(fig.11)- Estomac du hamster, conformation externe. (d'après BROSSEAU (1962)(15))

V.1.2. Conformation interne.

L'aspect de la muqueuse gastrique est très différent dans les deux parties de l'estomac. La muqueuse du cul-de-sac gauche est fine, blanc-grisâtre, peu vascularisée et elle présente des stries longitudinales qui s'épaississent progressivement au voisinage de la crête suturale qui sépare les deux zones. Celle du cul-de-sac droit au contraire, est épaisse, molle, de coloration gris-rosé et couverte de mucus. Autour du cardia, la muqueuse est rosée et "plissée comme une fleur radiée" (BROSSEAU (1962)(15)).

V.1.3. Situation et rapport.

L'estomac du hamster est une double poche applatie d'avant en arrière et située à gauche de l'abdomen, en arrière du foie. Il est orienté de gauche à droite, de haut en bas et légèrement d'avant en arrière. Sa face postérieure est en contact avec le pancréas, les anses intestinales et le colon (BROSSEAU (1962)(15). En état de réplétion la grande courbure repose sur le plancher de l'abdomen (AYCARDI (1959)(5)).

V.1.4. Quelques données numériques.

BROSSEAU (1962)(15) note que le cul-de-sac gauche présente un diamètre de 6 mm et est long de 12 à 15 mm, tandis que le cul-de-sac droit est long de 18 mm, large de 15 mm et épais de 8 mm. La capacité totale de l'estomac du hamster est de 2 à 2,5 ml.

V.2. Anatomie de l'intestin.

A l'ouverture de la cavité abdominale, on distingue très facilement l'intestin grêle et le colon. La longueur totale de l'intestin est de 70 cm soit 4 à 5 fois la longueur du corps de l'animal (HOFFMANN (1963)(30)). (fig.12)

V.2.1. L'intestin grêle.

V.2.1.1. Le duodenum.

A partir du pylore, le duodenum se dirige d'abord vers le plafond de la cavité abdominale, puis il s'oriente vers l'arrière, le bas et la droite, entourant ainsi le pancréas. Ayant atteint la paroi abdominale, à la hauteur du rein droit, il se dirige à nouveau en arrière et en haut; il se recourbe en dedans et en avant au voisinage du bassin dessinant une sorte d'anse dont le sommet est orienté en dehors et les branches étroitement accolées. Après avoir atteint le plan médian et le colon transverse il se recourbe à droite et se poursuit par le jejunum (HOFFMANN (1963) (30)).

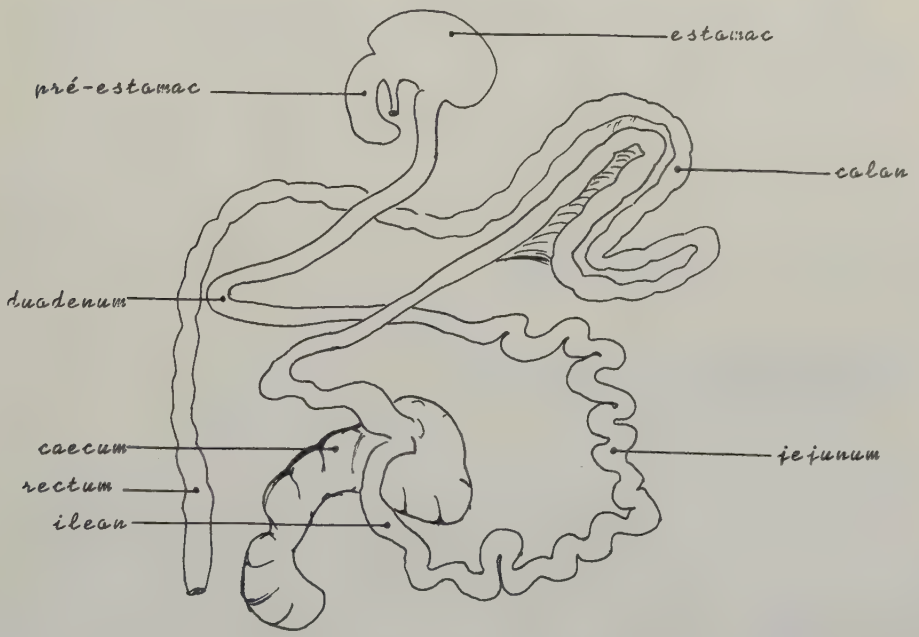
V.2.1.2. Le jejunum.

Il forme 4 ou 5 anses qui sont appendues à un mésentère assez

court; elles prennent place au dessus et en arrière des anses coliques.

V.2.1.3. L'ileon.

L'ileon fait suite au jejunum et s'ouvre dans le colon ascendant, à sa face interne, au voisinage immédiat de l'abouchement de ce dernier dans le caecum. L'ileon est réuni au caecum par le méso iléo-caecal (HOFFMANN (1963)(30)).



(fig.12)- Intestin du hamster.
(d'après HOFFMANN (1963)(30))

V.2.2. Le gros intestin.

V.2.2.1. Le caecum.

La tête du caecum est en contact avec la paroi abdominale gauche; le corps du caecum qui présente des strictions plus ou moins prononcées, a une localisation plus variable. Dans près de la moitié des cas il est enroulé en colimaçon dans la moitié in-

férieure gauche de la cavité abdominale; d'autres fois, sa pointe s'insinue parmis les anses coliques, du côté droit (HOFFMANN (1963)(30)).

V.2.2.2. Le colon.

A partir de la tête du caecum, le colon ascendant se diride vers le haut; il forme une petite anse en fer à cheval puis il s'étend à droite et en avant jusqu'au foie. De là il se dirige vers l'arrière et la gauche, le long de la paroi ventrale droite en enserrant les anses du jejunum; il dessine ensuite des replis en "S" et forme une anse double dont le premier sommet est dirigé vers l'arrière et le dedans, et le second vers l'avant et le haut.

Le colon transverse, court et de diamètre plus important, lui fait suite au niveau du foie.

Ensuite le colon descendant se dirige vers la gauche et l'arrière, dessine quelques petites flexuosités appendu à un mésentère assez long et s'infléchit enfin vers le plan médian.

V.2.2.3. Le rectum.

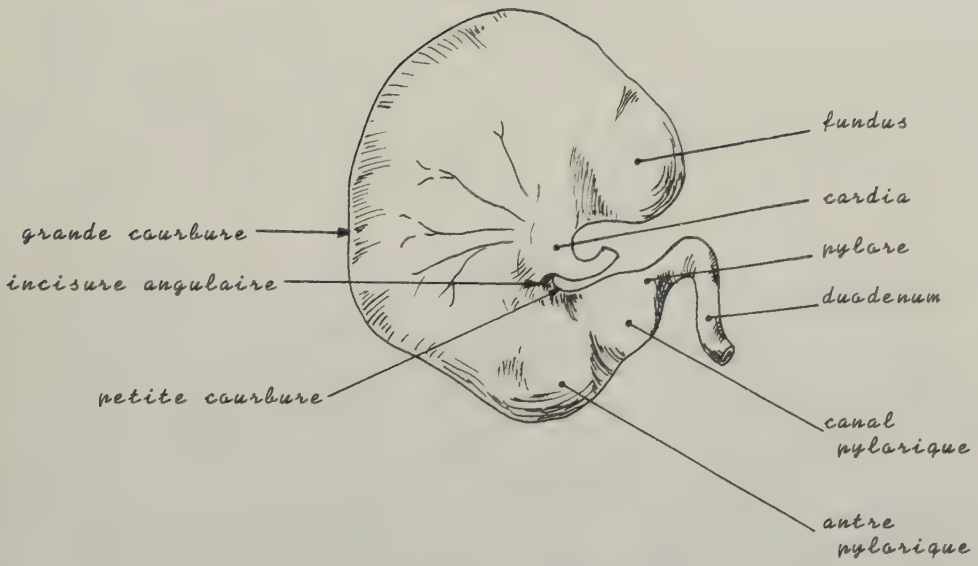
Il fait suite au colon lorsque celui-ci rejoint le plan médian à l'entrée du bassin.

VI. LE LAPIN.

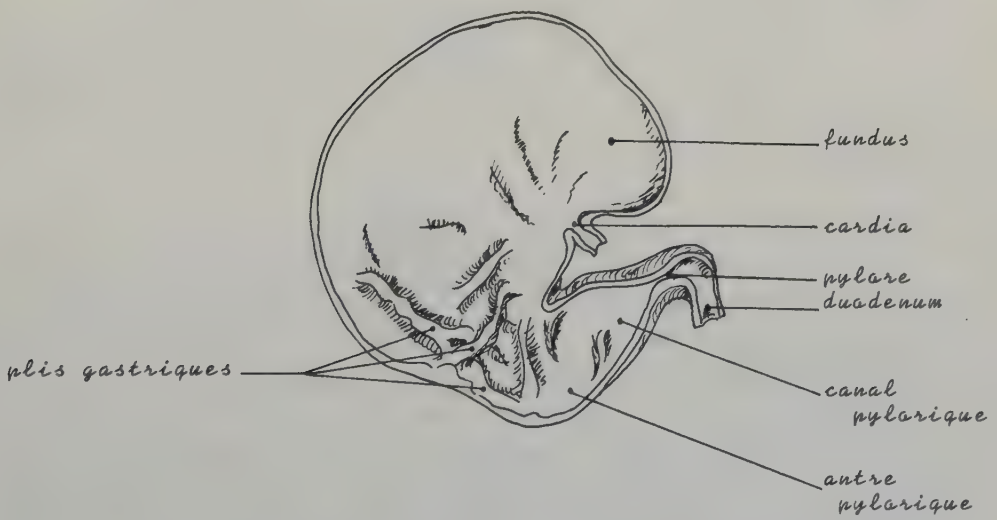
VI.1. Anatomie de l'estomac.

VI.1.1. Conformation externe.

L'estomac du lapin est très volumineux; le corps gastrique, de forme cylindroïde, allongé, présente un léger rétrécissement circulaire en son milieu, en regard d'une scissure angulaire peu marquée. Le fundus forme au dessus du cardia un relief élevé, parfois légèrement rétrécit à sa base. L'insertion de l'oesophage qui est légèrement évasée, est située en position basse (BARONE (1968)(7)). MOREL (1962)(49) note que l'estomac du lapin ressemble grossièrement à une poire applatie d'avant en arrière, recourbée et dont les deux extrémités tendent à se rejoindre. (fig.13)



(fig.13)- Estomac du lapin, conformation externe.
(d'après BARONE (1968)(7))



(fig.14)- Estomac du lapin, conformation interne.
(d'après BARONE (1968)(7))

VI.1.2. Conformation interne.

La muqueuse de l'oesophage s'arrête net au niveau du cardia, l'intérieur de l'estomac est donc tapissé par une muqueuse entièrement peptique et on ne distingue pas de proventricule comme chez le rat ou chez la souris. La partie fundique est recouverte d'une muqueuse grisâtre et lisse alors que dans la partie pylorique elle est plus épaisse, plissée et de coloration rougeâtre ou rosée. (BARONE (1968)(7)). (fig.14)

VI.1.3. Situation et rapport.

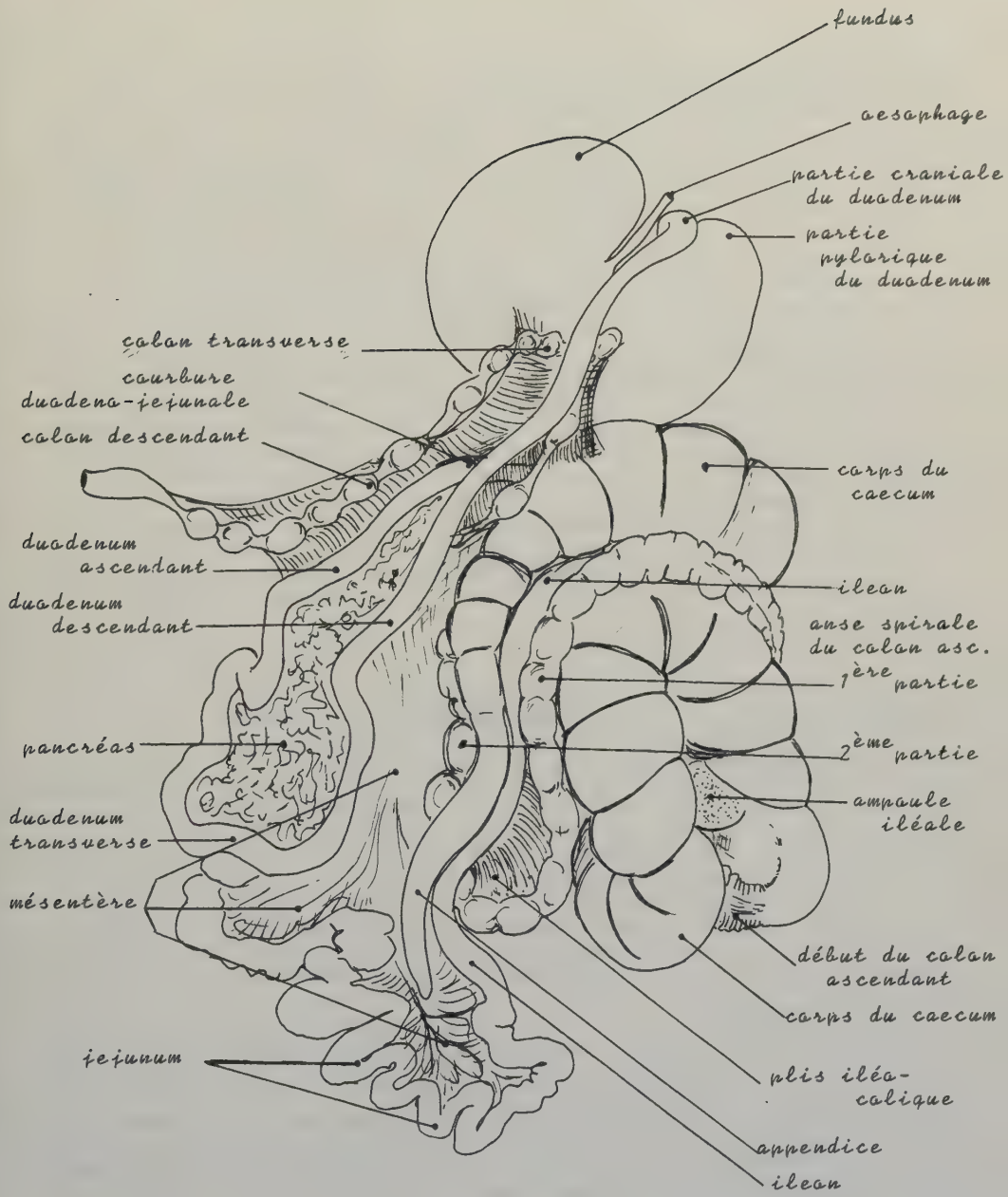
L'estomac du lapin est situé en arrière du foie, dans un plan vertical orienté obliquement de gauche à droite et d'arrière en avant. Par sa face antérieure il est en rapport avec le foie et la vésicule biliaire; la partie inférieure de sa grande courbure repose sur le plancher abdominal, vers la droite s'interpose le caecum. Le bord externe du cul-de-sac gauche est en contact avec la paroi abdominale gauche. La face postérieure est en rapport avec la rate, le caecum, le colon et quelques anses jéjunales (CAZIEUX (1956)(18)). Le pylore sépare le lobe de Spiegel des autres lobes du foie (HOFFMANN (1963)(30)).

VI.1.4. Quelques données numériques.

L'estomac du lapin est très volumineux; BARONE (1968)(7) précise que sa capacité est de 350 à 400 ml; son poids vide étant de 15 à 20 g.

VI.2. Anatomie de l'intestin.

L'intestin du lapin réalise le type herbivore parfait : très grande longueur de toutes les portions, énorme développement et complication extrême du gros intestin. Il présente plusieurs particularités remarquables: un duodenum extrêmement développé (il peut atteindre 50 cm chez les sujets de grande taille), une ampoule ileale ou *sacculus rotundus* et un caecum de très grande capacité (5 à 6 fois plus long que celui du cheval, toutes proportions gardées) possèdant un appendice vermiforme (BARONE (1968) (7)). (fig.15)



(fig.15)- Intestin du lapin.
(d'après BARONE (1968)(7))

VI.2.1. Quelques données numériques.

BARONE (1968)(7) évalue la longueur totale de l'intestin à 5 à 7,5 m soit 18 à 20 fois la longueur du corps. Pour les différentes portions de l'intestin il donne les mesures suivantes:

	longueur en cm	calibre en mm
intestin grêle	320 à 450	10
duodenum	40 à 50	-
ileon	15 à 20	-
caecum	40	30 à 40
appendice	-	8 à 9
colon	120 à 200	7 à 10

HOFFMANN (1963)(30) donne les résultats suivants :

	longueur moyenne en cm
longueur totale	428,75
intestin grêle	309,75
gros intestin	119,00
appendice	11,25

Il évalue la longueur totale de l'intestin à 8 fois celle du corps de l'animal.

LATIMER (1961)(187) dans son étude très précise sur les mesures (poids et longueur) des diffiérentes parties du tube digestif des lapin de race III et X donne de nombreux résultats. Nous ne reproduisons ici que les résultats moyens concernant le poids et la longueur des différentes parties du tube digestif dans un lot de 35 lapins mâles de race III.

	poids en g	% du poids du corps	% du poids du tube digestif
tube digestif	128,00	4,56	100
oesophage	2,55	0,09	2,02
estomac	26,74	0,954	20,96
duodenum	9,08	0,324	7,09
jejuno-ileon	30,61	1,092	23,96
intestin grêle	39,68	1,416	31,06
gros intestin	30,88	1,107	24,30
caecum	21,31	0,761	16,65
appendice	6,35	0,226	4,95

(d'après LATIMER (1961)(187))

	longueur en mm	longueur en multiples de la longueur du corps	% de la longueur du tube digestif
tube digestif	5461,00	9,758	100
oesophage	130,77	0,234	2,40
estomac	45,28	0,081	0,83
duodenum	635,03	1,135	11,63
jejuno-ileon	2561,31	4,576	46,87
intestin grêle	3199,20	5,716	58,57
gros intestin	1513,09	2,704	27,72
caecum	451,03	0,806	8,26
appendice	124,47	0,223	2,28

(d'après LATIMER (1961)(187))

VI.2.2. L'intestin grèle.

VI.2.2.1. Le duodenum.

Le duodenum présente un développement considérable; il peut dépasser les 50 cm chez les sujets de grande taille ce qui représente le double de la longueur du duodenum humain. Le duodenum du lapin à la forme d'une boucle située en totalité dans la moitié droite de l'abdomen et qui s'étend jusqu'à l'entrée du bassin. Son diamètre est voisin de 1 cm ce qui est légèrement supérieur au jejunum qui lui fait suite; cette boucle qui mesure 20 cm de long et 7 à 8 cm de large, est pratiquement fermée puisque ses extrémités proximale (au niveau du pylore) et distale (à 1 cm en arrière de l'artère grande mésentérique) ne sont distantes que de 3 cm environ (MICHELAT (1967)(45)). Cet auteur distingue quatre portions assez bien individualisées :

- une première portion rétro-hépatique, longue de 6 cm, qui se dirige vers la droite et se termine par un "*genu superius*" arrondi;
- une deuxième portion, plus longue (environ 20 cm), légèrement ondulante, qui est orientée d'avant en arrière, parallèlement à la colonne vertébrale, jusqu'à l'entrée du bassin;
- une troisième portion, la plus courte (environ 4 cm), qui est transversale et se dirige vers le plan médian. Elle peut être légèrement festonnée;
- enfin une quatrième portion, longue d'environ 12 cm, qui remonte vers l'avant le long du colon terminal jusqu'à la jonction avec le jejunum, au niveau de l'artère grande mésentérique. Cette limite est visible par une légère réduction du diamètre et une vascularisation plus importante du jejunum.

VI.2.2.2. Le jejunum.

La coloration du jejunum est plus sombre que celle du duodenum (la moindre épaisseur de sa paroi laissant transparaitre la couleur du contenu). Le jejunum fait suite au duodenum au niveau de la troisième vertèbre lombaire, après une courbure duodeno-jejunale très marquée. Ses anses occupent toute la partie caudale de la cavité abdominale et la portion supérieure du flanc gauche.

On remarque sur sa muqueuse, des plaques de Peyer peu nombreuses (6 à 8) mais épaisses et de plusieurs centimètres de long (BARONE (1968)(7)).

VI.2.2.3. L'ileon.

L'ileon du lapin est long de 15 à 20 cm et présente deux particularités remarquables; tout d'abord, il s'engage entre le caecum et le colon ascendant, auxquels il est étroitement uni; d'autre part, il se termine par une dilatation à paroi très épaissie, entièrement occupée à l'exeption d'une étroite bande sur la face qui regarde le caecum par un volumineux amas de nodules lymphatiques; c'est l'ampoule iléale ou *"sacculus rotundus"* (BARONE (1968)(7)).

VI.2.3. Le gros intestin.

VI.2.3.1. Le caecum.

Le caecum du lapin est très volumineux, il mesure environ 40 cm de long et son diamètre atteint 3 à 4 cm . Il est formé de deux parties totalement différentes : une partie cavitaire et un appendice.

La partie cavitaire constitue la base et le corps du caecum, elle mesure environ 30 cm de long et son calidre décroit progressivement en allant vers la partie distale. Sa paroi, mince et translucide, est parcourue par un pli spiral formé par un repli de la muqueuse autour d'une lame musculaire provenant de la couche musculaire circulaire; ce pli d'une hauteur initiale de 1 cm effectue 22 à 25 tours jusqu'à l'entrée de l'appendice où il disparait.

L'appendice vermiforme constitue la pointe du caecum. C'est une partie cylindrique de 8 à 9 mm de diamètre et d'une dizaine de centimètres de longueur; sa paroi est épaisse et totalement occupée par des amas lymphoïdes; sa lumière est très étroite (BARONE (1968)(7)).

VI.2.3.2. Le colon.

Le colon est d'un calibre beaucoup plus faible que celui du caecum (environ 7 à 10 mm); il est très long (1,2 à 2 m) et bos-

selé sur toute sa longueur. On lui reconnait trois parties :

- le colon ascendant qui débute par une dilatation ovoïde et lisse: l'ampoule du colon; se forment ensuite trois bandes charnues longitudinales, qui délimitent entre elles des zones de bosselures très marquées et très serrées; cette première partie suit le trajet spiral de la face interne du caecum et de l'ileon auxquels elle est étroitement liée; en regard de la pointe de l'appendice, le colon se replie sur lui-même, les bandes charnues s'estompent et les bosselures s'espacent; cette partie s'accole à la spirale ileo- caeco-colique;
- le colon transverse débute en regard du rein droit; il est très cout et présante la même conformation que le colon asendant; il se dirige vers la gauche en longeant la face postérieure de l'estomac;
- le colon descendant est long et flottant; son méso, d'abord étroit, devient plus ample près de l'entrée du bassin, de sorte qu'il existe un colon sigmoïde qui décrit quelques flexuosités au dessus de la vessie (BARONE (1968)(7)).

VI.2.3.3. Le rectum.

Le rectum est allongé et l'ampoule rectale peu distincte. Il se prolonge dorsalement aux organes génitaux, au delà du détroit caudal du bassin, jusque sous la 4ème ou la 5ème vertèbre coccygienne (BARONE (1968)(7)).

VII. LE RAT.

VII.1. Anatomie de l'estomac.

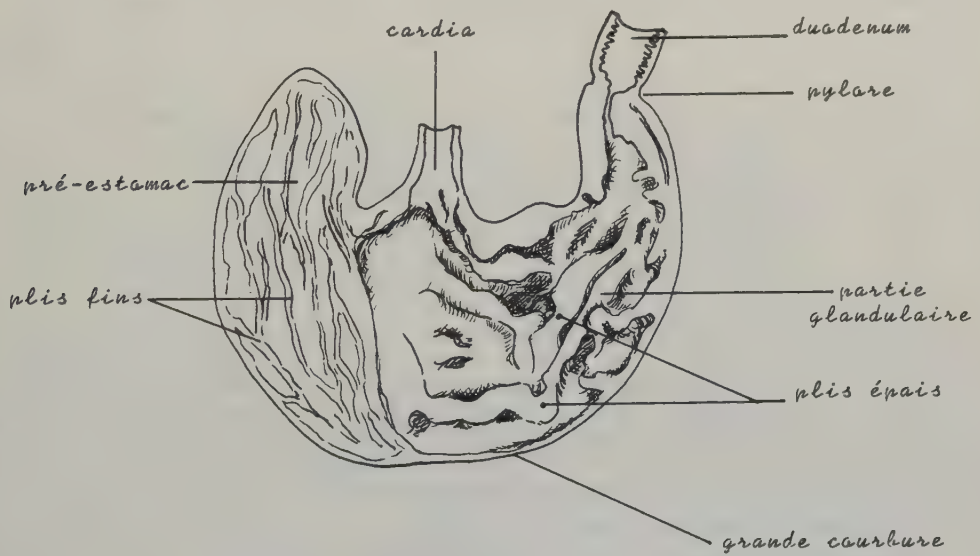
VII.1.1. Conformation externe.

L'estomac du rat est constitué par deux portions bien distinctes: une portion glandulaire ou estomac digestif proprement dit et un cul-de-sac ou préestomac. Le cardia se situe dans la partie la plus déprimée de la petite courbure; le préestomac lui fait suite, c'est un diverticule en doigt de gant, dirigé vers l'avant jusqu'au lobe latéral gauche du foie et au diaphragme.

Immédiatement à la droite du cardia se trouve le pylore, qui fait saillie en avant, en dedans et un peu vers le haut (HOFFMANN (1963) (30)); le pylore est marqué extérieurement par une constriction bien nette. L'estomac est divisé en deux par une ligne bien visible partant de la base de l'oesophage et qui se dirige vers la grande courbure, perpendiculairement au grand axe de l'organe.

VII.1.2. Conformation interne.

La muqueuse de la partie glandulaire est épaisse et forme quelques plis principalement dans la région de la grande courbure; Dans le préestomac, la muqueuse est beaucoup plus fine, presque transparente et est parcourue par des plis plus nombreux mais de plus petite taille.(fig.16)



(fig.16)- Estomac du rat, conformation interne.
(d'après HEBEL et STROMBERG (154))

VII.1.3. Situation et rapport.

L'estomac du rat se situe à gauche du plan médian, en arrière au dessus et en dehors du foie. Sa grande courbure est orientée vers le dehors, sa petite courbure vers l'avant et le dedans. L'estomac glandulaire se situe en arrière de l'hypochondre tandis que le préestomac se situe en avant. L'estomac répond en arrière

et en bas au pancréas et au colon; des anses jejunales et la pointe du caecum peuvent arriver jusqu'à sa face postérieure. La rate est appliquée contre l'estomac, son extrémité antérieure répond à la face supéro-externe de celui-ci tandis que son extrémité postérieure est en contact avec la face postéro-inférieure de l'organe (HOFFMANN (1963)(30)).

VII.1.4. Quelques données numériques.

L'estomac représente environ 0,5 % du poids du corps.

VII.2. Anatomie de l'intestin.

VII.2.1. Quelques données numériques.

HEBEL et STROMBERG (154) donnent les mesures suivantes :

	longueur en mm	diamètre en mm
duodenum	95 à 100	2,5 à 3
jejunum	900 à 1350	4 à 5
ileon	25 à 35	3 à 5
caecum	50 à 70	10
colon	90 à 110	10 à 3*
rectum	80	3 à 10

*:diminution du diamètre depuis la partie proximale (10 mm) jusqu'à la partie distale (3 mm).

VII.2.2. L'intestin grêle.

VII.2.2.1. Le duodenum.

A partir du pylore, le duodenum se porte en dehors et suit la face postérieure du foie jusqu'à la paroi abdominale droite où il se réfléchit en arrière et un peu en dedans, puis il se dirige franchement vers le plan médian. Là il se porte en avant jusqu'à la hauteur du colon transverse et se poursuit par le jejunum.

VII.2.2.2. Le jejunum.

Il dessine de nombreuses circonvolutions, appendu à un long mésentère. La plus grande partie de ses anses sont situées dans la partie droite de la cavité abdominale jusqu'au contact de la partie ventrale; quelques une cependant en avant et en arrière du caecum.

VII.2.2.3. L'ileon.

L'ileon continue le jejunum et s'ouvre dans le caecum à la partie supérieure de celui-ci, juste à côté de l'origine du colon.

VII.2.3. Le gros intestin.

VII.2.3.1. Le caecum.

Le caecum du rat constitue une volumineuse portion du tube digestif. Il s'enroule en forme de "6" dans la partie gauche ou moyenne de la cavité abdominale. Il entre en contact avec la paroi abdominale inférieure sur toute son étendue. La tête du caecum est dirigée vers l'arrière et vient en contact, chez le mâle, avec le testicule gauche lorsque celui-ci est en position abdominale. La pointe est dirigée vers l'avant. Le caecum se continue presque insensiblement par le colon.

VII.2.3.2. Le colon.

Le colon dessine tout d'abord une anse en fer à cheval orientée à gauche. Le colon ascendant se porte, en direction thoracique, jusqu'au duodenum et au foie; là il s'infléchit et devient transverse; ce dernier gagne le plan médian et la partie gauche de l'abdomen; le colon descendant lui fait suite au niveau de la paroi abdominale gauche et se dirige vers le bassin (HOFFMANN (1963)(30)).

VII.2.3.3. Le rectum.

IL fait suite au colon à l'intérieur de la filière pelvienne.

VIII. LA SOURIS.

VIII.1. Anatomie de l'estomac.

VIII.1.1. Conformation externe.

L'estomac de la souris a une morphologie voisine de celui du rat. Il est nettement divisé en un estomac glandulaire et en un préestomac. L'oesophage s'ouvre dans la zone la plus déprimée de la petite courbure; la limite entre l'estomac glandulaire et le préestomac est à peu près dans le prolongement de l'orifice oesophagien; Le préestomac forme un cul-de-sac en doigt de gant, dirigé vers le haut et un peu en avant; l'estomac glandulaire se rétrécit rapidement dans la région pylorique.

VIII.1.2. Conformation interne.

La muqueuse du préestomac est de coloration blanc-grisâtre, la paroi est à ce niveau beaucoup plus fine que dans la partie glandulaire où la muqueuse est plus épaisse et humide.

VIII.1.3. Situation et rapport.

L'estomac se situe dans un plan transversal, en arrière du foie; sa grande courbure est orientée vers le bas et l'extérieur. La rate est appliquée contre sa face postéro-externe (HOFFMANN (1963)(30)).

VIII.2. Anatomie de l'intestin. (fig.17)

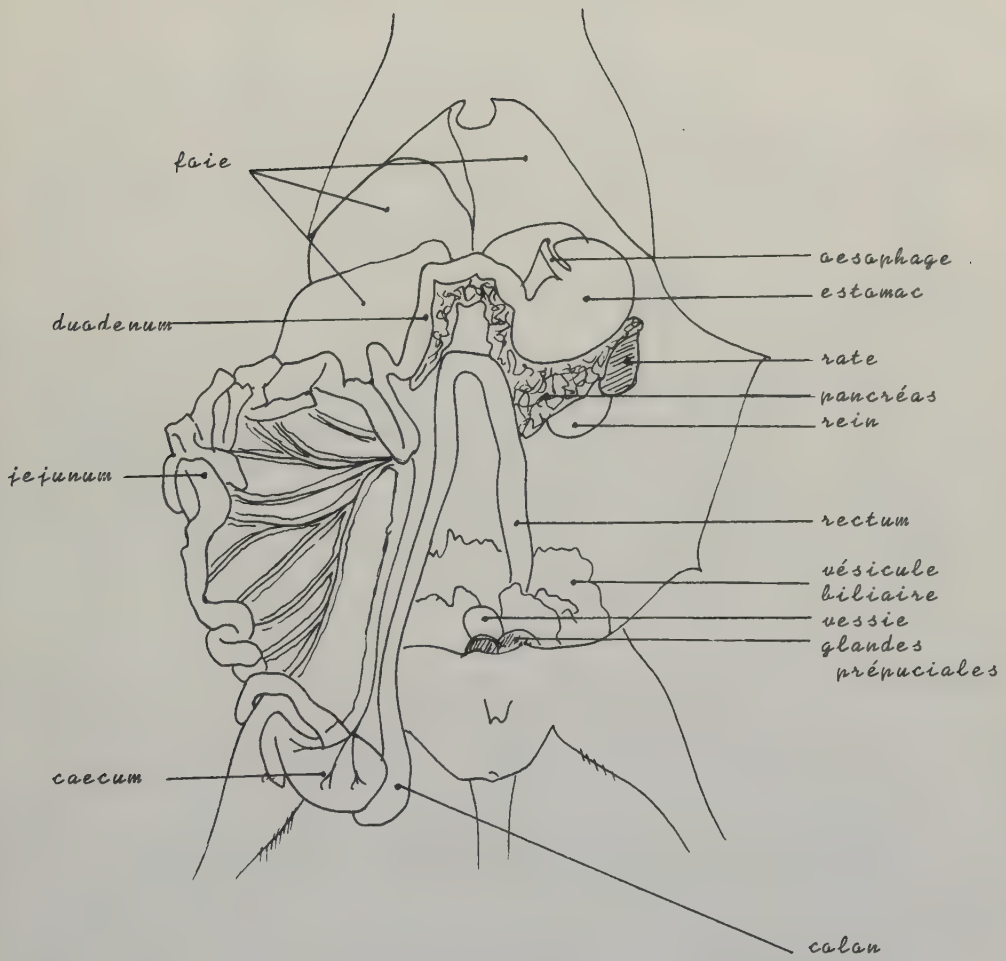
VIII.2.1. Quelques données numériques.

L'intestin de la souris mesure entre 59 et 74 cm soit 6 à 7 fois la longueur du corps de l'animal.L'intestin grêle mesure de 49 à 64 cm et le gros intestin de 9,8 à 12,5 cm (HOFFMANN (1963)(30)).

VIII.2.2. L'intestin grêle.

VIII.2.2.1. Le duodenum.

Après le rétrécissement pylorique, le duodenum se dirige vers la droite en suivant la face postérieure du foie, puis il se porte en arrière. Il atteint la paroi abdominale droite à peu près à la hauteur du pôle postérieur du rein droit, là il s'infléchit et se dirige vers le plan médian soit en dessinant des flex-



(fig.17)- Viscéres abdominaux de la souris.
(d'après COOK (1965)(19))

uosités, soit en formant une anse en fer à cheval dirigée vers l'avant. Il se poursuit par le jejunum au niveau de l'extrêmité postérieure du méso duodeno-colique (HOFFMANN (1963)(30)).

VIII.2.2.2. Le jejunum.

Il forme plusieurs circonvolutions disposées surtout dans la partie postérieure droite de la cavité abdominale; la plus grande partie de ses anses repose sur le plancher abdominal.

VIII.2.2.3. L'ileon.

Il est très court et suit un trajet transversal; il vient s'ouvrir à la face interne du colon ascendant, à côté du caecum.

VIII.2.3. Le gros intestin.

VIII.2.3.1. Le caecum.

Le caecum de la souris comprend trois portions orientées selon un arc. La tête du caecum est très dilatée et ressemble à un estomac; elle est nettement séparée du corps par un étranglement ; le corps du caecum est beaucoup plus petit et son extrémité courte et arrondie, également délimitée par un sillon, constitue la pointe du caecum. Il est orienté d'abord en haut et en dehors, puis en avant et enfin en dedans (HOFFMANN (1963)(30)).

VIII.2.3.2. Le colon.

Il est constitué par trois portions:

- le colon ascendant qui vient se loger dans la concavité du caecum, dessine une anse en fer à cheval dirigée vers l'avant; puis il se dirige à droite vers la paroi abdominale latérale où il s'infléchit et se dirige vers l'avant jusqu'à la hauteur du rein droit;
- le colon transverse traverse la cavité abdominale dans sa partie supérieure, en avant de l'artère grande mésentérique; il atteint la paroi gauche et s'infléchit vers l'arrière;
- le colon descendant qui lui fait suite a un trajet postérieur (HOFFMANN (1963)(30)).

VIII.2.3.3. Le rectum.

Il fait suite au colon sans qu'on ne remarque de limite nette.

DEUXIEME PARTIE

-o-o-o-

HISTOLOGIE

Contrairement au plan adopté pour la première partie, nous n'étudierons pas l'histologie du tube digestif espèce par espèce, ce qui nous a semblé trop répétitif et de moindre intérêt, mais en suivant le découpage anatomique. C'est à dire qu'après avoir rappelé la structure histologique globale de chaque portion du tube digestif telle qu'elle est décrite dans les ouvrages classiques, nous essayerons d'apporter des précisions pour chaque espèce considérée et, dans la mesure du possible, de comparer les différentes variations rencontrées dans chacune de ces espèces. Nous avons divisé cette seconde partie en deux grands chapitres: l'estomac et l'intestin, auquels vient s'ajouter un troisième et dernier chapitre consacré exclusivement à l'origine et au renouvellement des principaux types cellulaires de l'épithélium gastro-intestinal.

A/ L'ESTOMAC.

L'étude de l'histologie de l'estomac sera divisée en trois parties : tout d'abord un rappel de la structure de cet organe, ensuite l'étude des variations observées dans ses différentes portions et enfin une dernière partie consacrée à des études quantitatives.

I. RAPPELS SUR LA STRUCTURE DE L'ESTOMAC.

Lorsque l'estomac est vide, sa surface interne apparait sillonnée par plusieurs gros plis. On voit de nombreux petits territoires, les "aires gastriques", de 3 à 4 mm de diamètre, grossièrement polygonaux et séparés par des sillons irréguliers. Cette sur-

face est criblée de petits orifices circulaires de 0,1 à 0,4 mm de diamètre, qui correspondent aux cryptes au fond desquelles débouchent les glandes gastriques. Quand l'estomac est plein, les glandes débouchent directement à la surface qui devient lisse. La paroi de l'estomac a la structure typique de tout le tube digestif, à savoir cinq tuniques emboitées, soit de l'intérieur vers l'extérieur: - une tunique muqueuse,
- une tunique musculaire-muqueuse (ou muscularis-mucosae),
- une tunique sous-muqueuse,
- une tunique musculeuse,
- et une tunique séreuse.

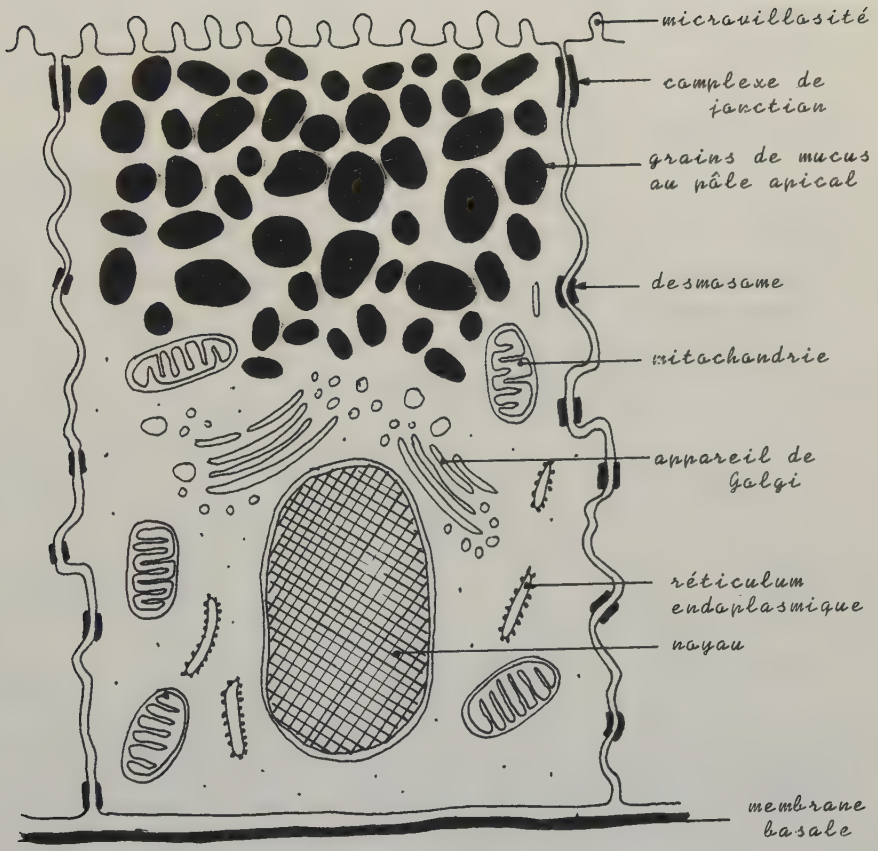
I.1. La tunique muqueuse.

Elle se compose d'un épithélium de revêtement et d'un chorion.

I.1.1. L'épithélium de revêtement.

L'épithélium de revêtement de la muqueuse glandulaire de l'estomac est un épithélium prismatique simple à cellules "à pôle muqueux fermé"; chez les espèces possédant un préestomac (hamster, rat et souris) ce type d'épithélium ne se rencontre que dans la partie glandulaire, l'épithélium de revêtement de la muqueuse du préestomac étant de type malpighien.

Les cellules de l'épithélium de la muqueuse glandulaire reposent sur une membrane basale et sont unies entre elles par différents systèmes de jonction (desmosomes, zonula occludens, zonula adherens). Elles contiennent des grains de mucus et leur pôle apical présente des microvillosités. Le mucus sécrété par ces cellules semble être d'une nature différente de celui des cellules caliciformes; il donne une réaction P.A.S. positive, n'est pas coloré par le mucicarmin, n'est ni basophile ni métachromatique; il parait contenir des mucopolysaccharides neutres (CHEVREMONT (1956)(113)). Ces cellules peuvent aussi contenir du glycogène et des gouttelettes lipidiques; elles ne se renouvellent pas sur place; cet épithélium s'invagine fréquement pour former des cryptes au fond desquelles s'ouvrent les glandes gastriques dont la structure varie selon la localisation. (fig.18)



(fig.18)- Schema de l'ultrastructure d'une cellule de l'épithélium de surface de l'estomac.
(d'après POIRIER et CHEVREAU (1975)(224))

I.1.2. Le chorion.

Le chorion de la muqueuse est constitué de tissu conjonctif lache, riche en tissu lymphoïde diffus et contenant des nodules lymphoïdes en zone profonde. Sa partie superficielle renferme de nombreuses glandes.

I.2. La tunique musculaire-muqueuse.

La muscularis-mucosae est constituée de cellules musculaires lisses disposées selon deux couches: une couche longitudinale externe et une couche circulaire interne. A partir de la couche circulaire interne se détachent deux sortes de fines travées perpendiculaires à la surface de la muqueuse et remontant dans le chorion; ce sont:

- les "relèvements mineurs" qui s'insinuent entre les glandes
- et les "relèvements majeurs", plus épais et plus hauts, qui remontent jusqu'au chorion superficiel et déterminent des rétractions localisées de la muqueuse à l'origine des "aires gastriques" précédement décrites. (fig.19)

(fig.19)- Schema de la structure de la muqueuse et de la musculaire muqueuse de la paroi de l'estomac.

(d'après POIRIER et CHEVREAU (1975)(224))

I.3. La tunique sous muqueuse.

Cette tunique qui ne présente pas de particularités adhère assez bien à la muqueuse et lui permet ainsi de se plisser ou de s'étaler en fonction des contractions de la tunique musculeuse. Elle pénètre dans la partie profonde des plis de la muqueuse visibles à l'oeil nu.

I.4. La tunique musculeuse.

Elle est constituée de cellules musculaires lisses disposées selon trois couches; on retrouve les deux couches habituelles du tube digestif: la couche longitudinale externe et la couche circulaire interne (qui devient "moyenne" dans le cas présent). A ces deux couches vient s'ajouter une couche supplémentaire, plus interne et dont les cellules sont orientées obliquement; cette troisième couche présente un développement plus important dans la région de la grande courbure. La couche circulaire moyenne est augmentée au niveau du pylore pour former le sphincter pylorique.

I.5. La tunique séreuse.

Extérieurement l'estomac est recouvert par la séreuse péritonéale.

I.6. Vascularisation.

La vascularisation, tant sanguine que lymphatique, de l'estomac est très développée. Les vaisseaux sanguins forment un large plexus dans la sous-muqueuse où il existerait des anastomoses artério-veineuses (BARLOW (1951), BARCLAY et BENTLEY (1949) cités par CHEVREMONT (1956)(113)). Les capillaires sanguins sont particulièrement abondant sous l'épithélium, au niveau du col des glandes gastriques. quant aux vaisseaux lymphatiques ils forment deux plans: un plan sous-séreux et un plan sous-muqueux (OTTAVIANI cité par CHEVREMONT (1956)(113)); ils s'étendent jusqu'au voisinage du col des glandes gastriques (DONINI cité par CHEVREMONT (1956)(113))

II. VARIATIONS SELON LES REGIONS.

Chez le rat, la souris et le hamster, on distingue le pré-

estomac de l'estomac glandulaire; pour les autres espèces étudiées (chien, chat, cobaye, furet et lapin) la totalité de la muqueuse gastrique est de type glandulaire. On distingue alors, selon la nature des glandes que contient la muqueuse, le "fundus" et la région pylorique ou "antre pylorique". On remarquera que le fundus définit histologiquement regroupe deux régions distinctes pour les anatomistes: le "fundus" et le "corps gastrique". Nous étudirons donc successivement les régions principales: le préestomac (pour les espèces qui en sont pourvues), le fundus et l'antre pylorique; ainsi que les zones de transitions: le cardia et la zone cardiale, et enfin le pylore.

II.1. Les zones principales.

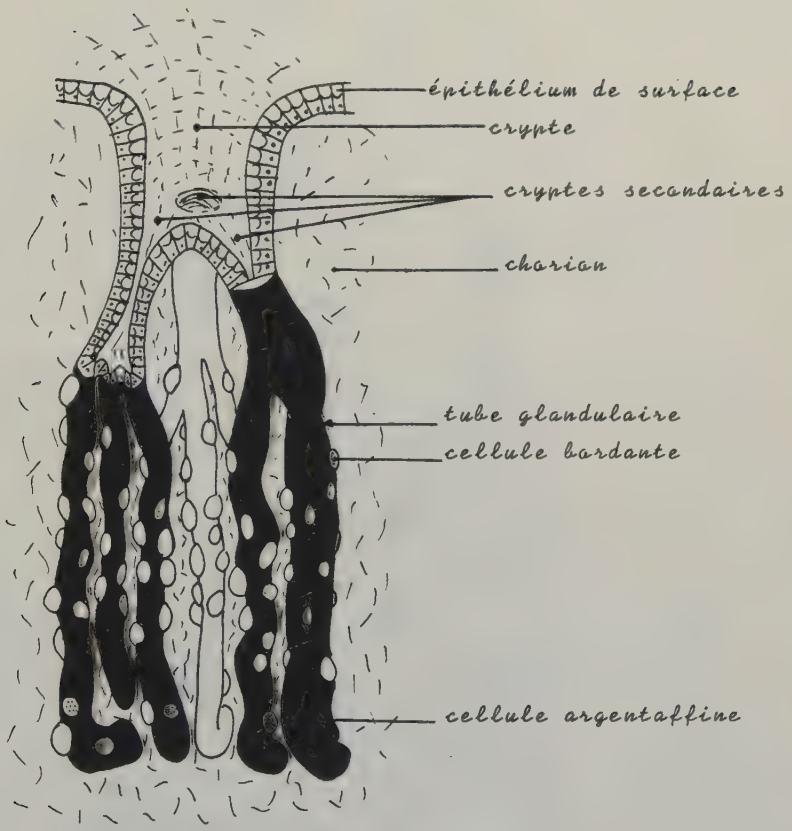
II.1.1. Le préestomac.

La paroi du préestomac est plus fine que celle de la partie glandulaire; la muqueuse est de couleur blanc-grisâtre. L'épithélium de revêtement est un épithélium pavimenteux stratifié de même type que celui de l'oesophage; il est kératinisé chez le rat et la souris.

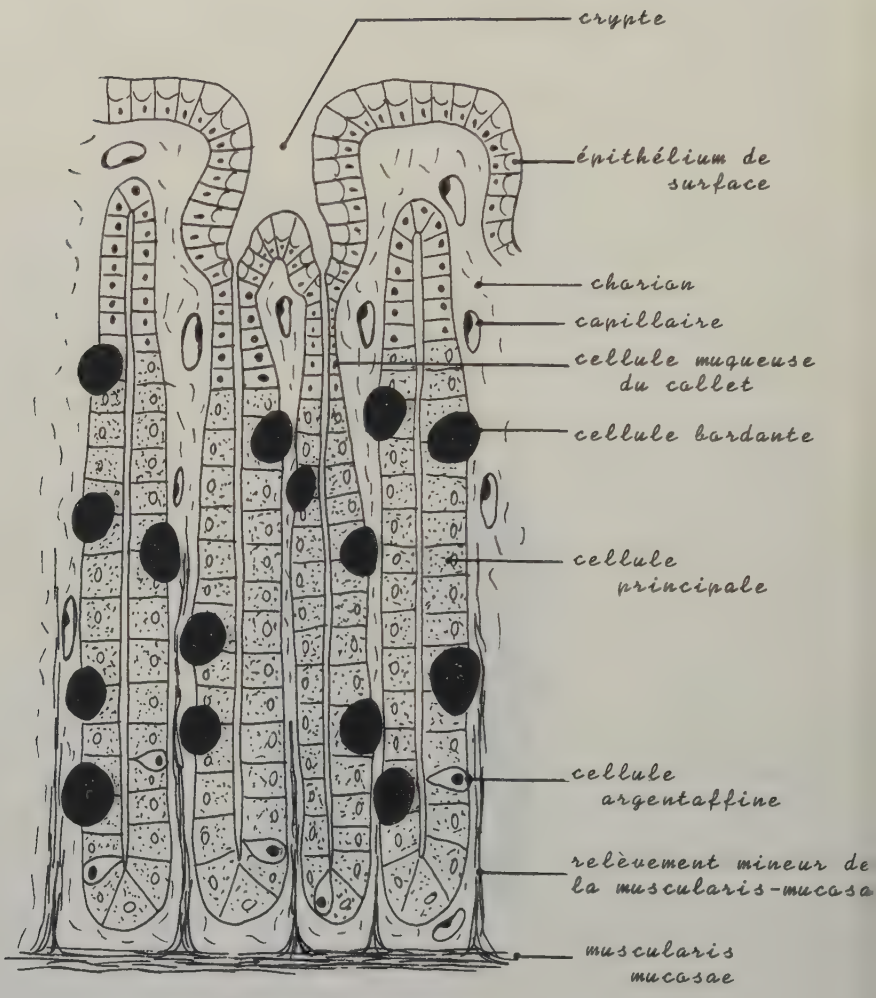
II.1.2. Le fundus.

Le fundus est caractérisé par la présence de "glandes fundiques" dans le chorion de sa muqueuse. Les glandes fundiques sont des glandes tubuleuses simples, relativement rectilignes, tassées parallèlement les unes contre les autres, à lumière très étroite et venant s'ouvrir par 3 ou 4 au fond d'une crypte secondaire; (chaque crypte se ramifie habituellement en trois cryptes secondaires). (fig.20)

Chaque glande comprend un col fin, voisin de l'embouchure, un corps cylindrique allongé et un fond souvent légèrement contourné. (fig.21) Ces glandes sont composées de quatre types cellulaires: trois principaux, les"cellules muqueuses du collet", les "cellules principales" et les "cellules bordantes", et un quatrième type moins fréquent: les "cellules argentaffines".



(fig.20)- Architecture des glandes gastriques.
(d'après POIRIER et CHEVREAU (1975)(224))



(fig.21)- Coupe schématique des glandes fundiques.
(d'après POIRIER et CHEUREAU (1975)(224))

II.1.2.1. Les cellules muqueuses du collet.

Elles sont aussi appelées: "neck cell" ou "cell type II";

II.1.2.1.1. Description.

Ce sont des cellules cubiques ou prismatiques basses, petites et claires, à noyau basal et au sommet remplit de grains de mucigène. Le mucus sécrété par ces cellules est légèrement différent de celui sécrété par les cellules de l'épithélium de revêtement; il est P.A.S. positif, mucicarmin négatif et faiblement basophile (CHEVREMONT (1956)(113)). Elles sécréteraient aussi du pepsinogène (POIRIER et CHEVREAU (1975)(224)). Les figures de mitoses sont fréquentes et ces cellules qui correspondraient à un stade peu différencié, donneraient naissance à toutes les autres cellules glandulaires et épithéliales.

II.1.2.1.2. Description en microscopie électronique.

D'après HELLANDER et ECKHOLM (1959)(156) travaillant sur la souris.

Les cellules muqueuses du collet sont entourées par une membrane plasmatique très sinueuse dans la portion intercellulaire. La surface apicale de la cellule,face à la lumière glandulaire, est en général doucement ondulée; le cytoplasme est caractérisé par son contenu granuleux; ces granules en général ronds ou ovales contiennent une substance de densité électronique moyenne ou élevée; leur diamètre moyen est de 0,36 µm; ils se rencontrent presque exclusivement, et en grande quantité, dans la portion apicale de la cellule. Les mitochondries sont relativement peu nombreuses et de forme ronde ou allongée, considérablement plus petites que celles des cellules de type I (cellules bordantes); le diamètre transversal moyen d'une mitochondrie allongée est de 0,28 µm. Fréquement ces cellules contiennent un ou deux appareils de Golgi comprenant un petit nombre de membranes arrangées par paires, des vésicules et des vacuoles. Le cytoplasme basal contient une grande quantité de petites particules fortement osmiophiles parfois observées au voisinage de courtes paires de membranes; le réticulum endoplasmique granuleux est peu développé. Le noyau est comparable à celui des cellules du type I, c'est à dire rond avec un contour souvent ondulé; la membrane nucléaire est constituée par

deux couches foncées entourant une couche claire; il contient un grand nombre de petites particules denses réparties à la périphérie et en quelques petits amas centraux.

Contrairement à d'autres auteurs HELLENDER (1962)(158) considère qu'il n'y a pas lieu de distinguer les cellules muqueuses du collet des cellules de l'épithélium de revêtement de l'estomac. STEPHENS et PFEIFFER (1968)(242) travaillant sur le furet ne font pas non plus de distinction entre cellules muqueuses du collet et cellules muqueuses de surface.

II.1.2.2. Les cellules principales.

Elles sont aussi appelées: "chief cell", "zymogen cell", "pepsin forming cell" ou "cell type III".

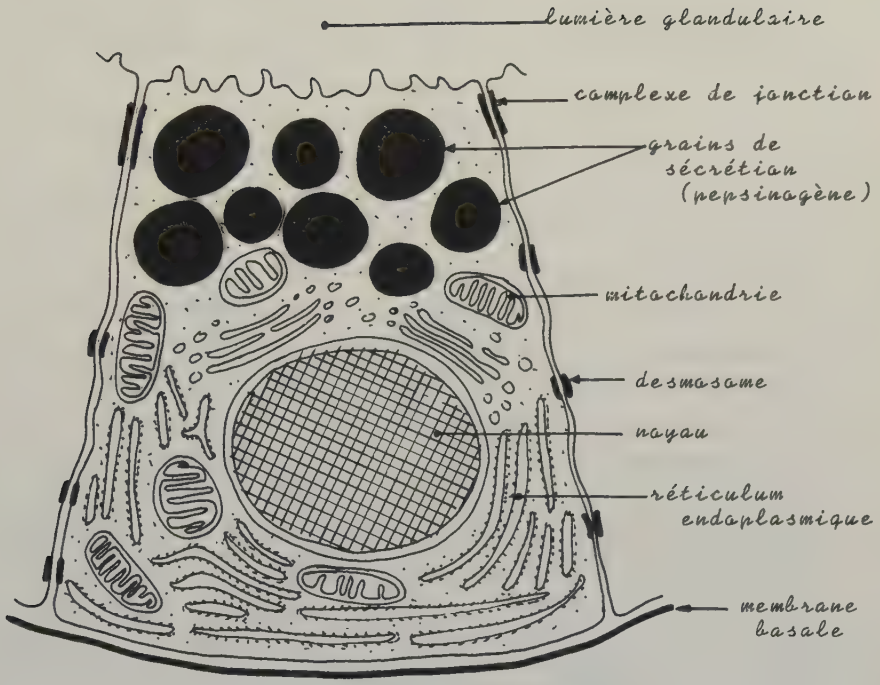
II.1.2.2.1. Description.

Ce sont de petites cellules séreuses, polyédriques, qui contiennent outre les organites habituels, un ergastoplasme bien développé, un appareil de Golgi au pôle supra-nuclaire et des grains de sécrétion protéique (essentiellement le pepsinogène et la présure chez le jeune (POIRIER (1974)(223))). Le pôle apical est garni de microvillosités, les grains de sécrétion se déversent dans la lumière glandulaire de façon mérocrine. Cesont de loin les cellules les plus nombreuses et elles revêtent la plus grande partie de la glande à l'exeption du collet. (fig.22)

II.1.2.2.2. Description en microscopie électronique.

D'après HELLENDER et ECKHOLM (1959)(156) travaillant sur la souris.

La membrane cytoplasmique forme des microvillosités au pôle apical de la cellule. Le nombre de ces microvillosités est variable mais en général moins élevé que pour les cellules du type I (cellules bordantes). Ces microvillosités sont courtes et trapues et leur extrémité semble "tronquée" ce qui leur donne une forme rectangulaire en coupe longitudinale. La hauteur maximale de ces microvillosités est de 0,17 μm et leur diamètre moyen est de 0,07 μm. Sur les autres côtés de ces cellules principales, la membrane plasmatique est en général rectiligne. Le cytoplasme apical contient, en nombre variable, des granules ronds ou ovales ,



(fig.22)- Schéma de l'ultrastructure d'une cellule principale.
(d'après POIRIER et CHEVREAU (1975)(224))

d'un diamètre moyen de 0,92 µm, entourés d'une membrane et contenant une substance de densité électronique modérée à forte. On remarque également en plus de ces granulations, des zones de taille semblable, partiellement ou totalement entourées par une membrane, de densité électronique variable mais généralement très faible, pouvant contenir des structures fibrillaires ou finement granuleuses. En général chaque cellule contient les deux types d'inclusions mais on trouve parfois quelques cellules ne contenant qu'un type à la fois. Les mitochondries sont ovales ou allongées, d'un diamètre moyen de 0,35 µm. Elles sont moins nombreuses que dans les cellules de type I. L'appareil de Golgi a le plus souvent une extension considérable; il est constitué par de longues membranes onduleuses, disposées par paires, par de grandes vacuoles et par un petit nombre de vésicules. La cellule principale est caractérisée par un réticulum endoplasmique granuleux très bien développé; il présente l'aspect habituel c'est à dire de fines membranes portant sur une face de nombreuses granulations denses, souvent arrangées par paires et parallèlement; bien qu'on le retrouve dans toute la cellule, il est nettement plus développé dans le cytoplasme basal. Le noyau a une structure semblable à ceux des cellules bordantes et des cellules muqueuses du collet.

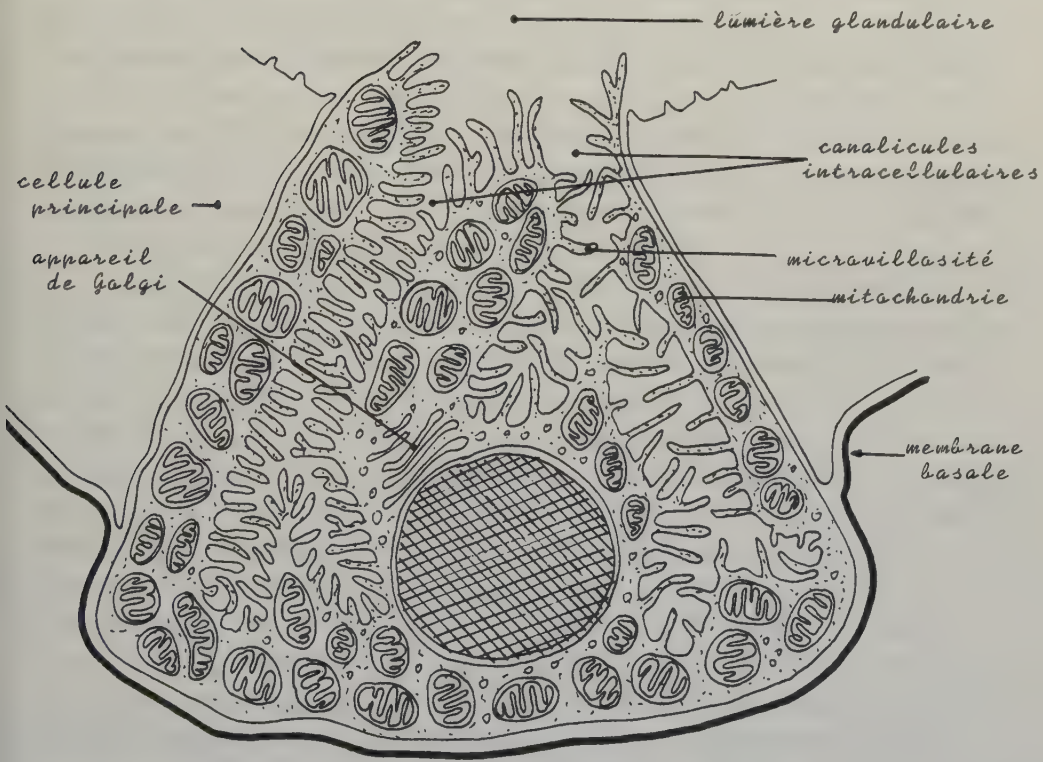
II.1.2.3. Les cellules bordantes.

Elles sont aussi appelées: "cellules pariétales", "cellules de recouvrement", "oxyntic cell", "parietal cell" ou "cell type I".

II.1.2.3.1. Description.

Les cellules bordantes sont de volumineuses cellules qui semblent repoussées à la périphérie du tube glandulaire, dont elles soulèvent la membrane basale, par les cellules principales entre lesquelles elles s'insinuent. Ces cellules contiennent un noyau central, de très nombreuses mitochondries volumineuses et sphériques, un appareil de Golgi peu développé, de très nombreuses petites vésicules claires et un réseau de canalicules intra-cellulaires ramifiés, aux parois tapissées de nombreuses microvillosités, formé par des invaginations de la membrane plasmique. Ces canalicules débouchent dans la lumière du tube glandulaire, au pôle apical de la cellule (puit villeux de Meriel). Parfois le

sommet de la cellule bordante est éloigné de la lumière du tube glandulaire qui se continue alors en fins prolongements s'engageant entre les cellules principales jusqu'au contact de la cellule bordante (CHEVREMONT (1956)(113)). Elles sécrètent de l'acide chlorhydrique sous forme d'ions H^+ et Cl^- au niveau de la membrane des canalicules intra-cellulaires (POIRIER (1974)(223)). (fig.23)



(fig.23)- Schéma de l'ultrastructure d'une cellule bordante.
(d'après POIRIER et CHEVREAU (1975)(224))

II.1.2.3.2. Description en microscopie électronique.

D'après HELLENDER et ECKHOLM (1959)(156) travaillant sur la souris.

La cellule bordante est entourée par une membrane cytoplasmique qui forme de nombreuses microvillosités dirigées vers la lumière glandulaire. Celles-ci sont longues et digitées, elles présentent souvent une base étroite et une extrémité renflée; elles contiennent une substance finement granuleuse de densité électronique faible. La membrane entourant ces microvillosités semble être formée de trois couches: deux très sombres entourant une couche claire. La longueur maximale d'une microvillosité est de 0,8µm et son diamètre moyen de 0,07 µm. Sur les autres faces de la cellule, la membrane cytoplasmique tend à former quelques replis. La structure la plus caractéristique de cette cellule est le réseau de canalicules sécrétoires intra-cellulaires; ces canalicules sont bordés par une membrane de même nature que celle de la surface apicale de la cellule, qui forme de très nombreuses microvillosités comparables en tout point à celles du pôle apical.

Le cytoplasme contient un très grand nombre de mitochondries rondes ou ovales de très grande taille (leur diamètre moyen est de 0,50 µm). On remarque également un autre élément caractéristique: des vacuoles rondes ou ovales, d'un diamètre allant de 0,10µm à 0,34 µm, entourées d'une membrane bien nette fortement osmiophile et contenant une substance homogène de très faible densité électronique; ces vacuoles sont toujours présentes en très grand nombre; elles occupent parfois presque tout l'espace inter-mitochondrial. Le cytoplasme est très clair et le noyau de même nature que celui des cellules muqueuses du collet et des cellules principales précédement étudiées.

HALLY (1959)(149) travaillant également sur la souris précise que ces cellules bordantes sont pyramidale, avec une grande base accolée à la membrane basale de l'épithélium glandulaire et un pôle apical dirigé vers la lumière glandulaire; elles possèdent un noyau central; les microvillosités projetées à l'intérieur des canalicules ont une longueur de 0,7 µm et un diamètre moyen de 0,09 µm; elles sont entourées par une membrane continue de 100 Å d'épaisseur qui ressemble à la double membrane des microvillosités

des cellules intestinales (décrites par ZETTERQUIST (1956)(257)) ou à celles des cellules de Paneth (décrites par HALLY(1958)(148)), mais elles présentent une membrane additionnelle plaquée sous cette double membrane. Cette structure est unique et distingue les microvillosités des cellules bordantes de celles des autres cellules; sa signification reste inconnue. Cet auteur remarque encore que les mitochondries sont abondantes et de grande taille; leur diamètre moyen est de 0,575 µm alors qu'il n'est que de 0,25 µm dans les cellules intestinales décrites par ZETTERQUIST (1956)(257). Il remarque également qu'aucun appareil de Golgi typique n'a pu être mis en évidence dans les cellules bordantes.

STEPHENS et PFEIFFER (1968)(242) travaillant sur le furet, précisent que dans cette espèce, les mitochondries sont grandes et nombreuses et ne contiennent pas de granulations denses, contrairement à ce qui est observé chez d'autres animaux. Ils mettent également en évidence un petit appareil de Golgi situé à la base de la cellule.

LAWN (1960)(189) travaillant sur le rat, remarque que les cellules bordantes situées au niveau du "collet" de la glande présentent quelques particularités par rapport à celles du fond et du corps de la glande; la densité cytoplasmique est plus faible et le nombre des vacuoles est considérablement réduit. Les mitochondries de ces cellules du "collet" semblent moins nombreuses et disposées de façon plus espacées. Les canalicules intra-cellulaires sont fermés et peu-être moins développés que dans les cellules plus profondes.

VIAL et ORREGO (1960)(250) étudiant les cellules bordantes chez le chat, le chien et le rat, remarquent qu'elles diffèrent par quelques détails; chez le chat, ils remarquent que le plus souvent la lumière des canalicules intra-cellulaires est très réduite de sorte que les microvillosités de chaque face sont en contact les unes avec les autres, comme si le conduit était collabé; dans certaines cellules néanmoins on retrouve la figure habituelle avec des canalicules bien visibles.

Chez le chien, la seule différence notable avec le chat, est que le nombre des canalicules présentant une lumière bien nette est beaucoup plus important.

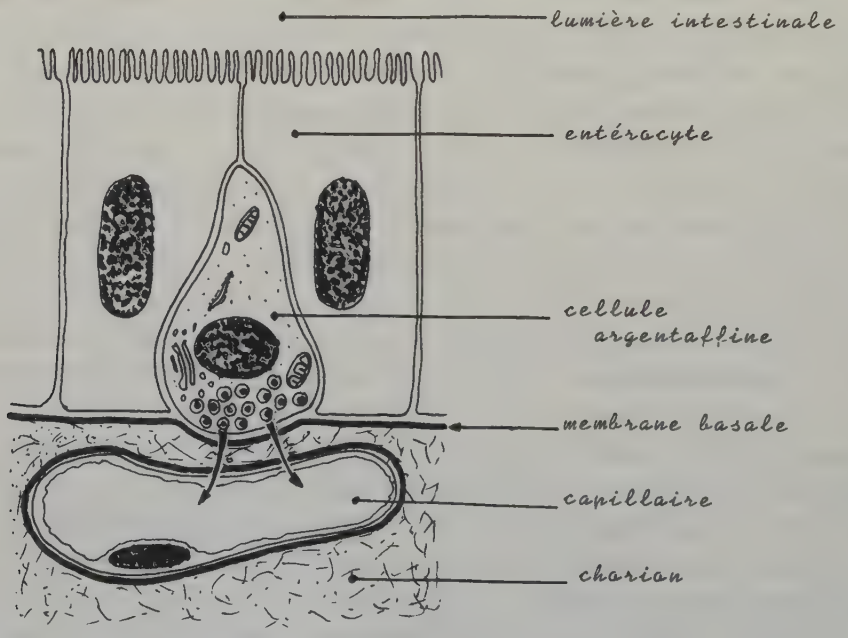
Chez le rat, le réseau formé par les canalicules intra-cellulaires est beaucoup plus complexe que chez le chat et le chien.

II.1.2.4. Les cellules argentaffines.

II.1.2.4.1. Description.

Ce sont les cellules endocrines du tube digestif. Elles sont peu nombreuses dans les glandes fundiques, beaucoup plus fréquentes au niveau du cardia et surtout de l'antre pylorique, de l'intestin grêle et de l'appendice caecal.

Elles présentent un pôle basal renflé, reposant sur la membrane basale de l'épithélium dans lequel elles siègent; leur pôle apical est éfilé et peut atteindre ou non la lumière glandulaire. Le cytoplasme est caractérisé par la présence de granulations arrondies, principalement réparties en région basale, qui ne sont visibles en microscopie optique qu'avec des techniques particulières (réaction argentaffine, chromaffine, fluorescence...).(fig.24)



(fig.24)- Structure schématique d'une cellule argentaffine.
(d'après POIRIER et CHEVREAU (1975)(224))

Les produits de sécrétion des cellules argentaffines, qui sont variés, sont déversés dans les capillaires voisins; certaines sécrètent de la sérotonine,d'autres de la gastrine, d'autres enfin diverses substances hormonales (sécrétine, cholecystokinine, pancréatozimine, entéroglucagon, entérogastrine...). Les correspondances précises entre cellules et produits de sécrétion ne sont pas encore bien établies (POIRIER (1974)(223)).

II.1.2.4.2. Description en microscopie électronique.

D'après HELLENDER (1961)(157) travaillant sur la souris.

Ces cellules apparaissent éparpillées parmis les autres cellules des glandes fundiques. Leur base est collée à la membrane basale de l'épithélium et leur pôle apical s'insère entre les autres cellules. Contrairement à d'autres auteurs, HELLENDER (1961) (157) remarque que le pôle apical de ces cellules n'atteint jamais la lumière glandulaire.

La membrane cytoplasmique ne présente aucune particularité et est assez rectiligne. Ce qui caractérise ces cellules est le grand nombre de granules éparpillés dans tout le cytoplasme; ces granules sont ronds ou ovales; la majeure partie de leur contenu consiste en une substance de densité électronique variable mais toujours assez élevée; entre cette substance et la membrane qui entoure chaque granule, il existe une étroite zone claire; le diamètre moyen de ces granules est de 0,24 µm.

Les mitochondries sont nombreuses et ont une forme allongée caractéristique (coupées transversalement elles peuvent apparaitre ovales ou rondes); leur plus petit diamètre est de 0,16 µm.

On rencontre quelques fois un appareil de Golgi typique constitué par de longues membranes onduleuses, des vacuoles et des vésicules. On remarque un grand nombre de groupes ou de rangées de ribosomes. Le cytoplasme contient également un grand nombre de vacuoles de taille et de forme variables. Le noyau est rond et bordé par une double membrane; il possède un contenu finement granuleux.

KUROSUMI et col.(1961)(181) travaillant sur le rat, décrivent également des cellules endocrines dont le pôle apical n'atteint pas la lumière glandulaire.

STEPHENS et PFEIFFER (1967)(242) travaillant sur le furet,

remarquent que les cellules argentaffines peuvent quelques fois atteindre la lumière glandulaire (contrairement à ce que dédrivent les deux précédents auteurs chez la souris et chez le rat). Ils précisent que le pôle apical des cellules qui atteignent la lumière présente de nombreuses microvillosités de longueur moyenne, plus longues que celles rencontrées sur les cellules muqueuses et les cellules principales mais plus courtes que celles des cellules bordantes et plus épaisses. Ils remarquent que les cellules argentaffines de la muqueuse gastrique du furet peuvent se répartir en deux groupes: un premier groupe composé de cellules contenant de nombreuses granulations entourées par une simple membrane, et un second groupe formé de cellules contenant de nombreuses vacuoles et très peu de granulations denses.

SOLCIA et coll.(1967)(241) étudiant les cellules endocrines de la muqueuse de l'antre pylorique chez plusieurs espèces (cobaye, chien, lapin, cheval et homme) notent que la membrane cytoplasmique présente en partie basale de nombreuses involutions de longueur et de forme variées (alors qu'HELLENDER (1961)(157) la trouvait "assez rectiligne") et remarquent en partie apicale, de nombreux desmosomes unissant étroitement ces cellules aux cellules voisines. Ils précisent que, d'une manière générale, le pôle apical des cellules endocrines atteint la lumière glandulaire; il est alors couvert de microvillosités d'environ 1 µm de long et de 0,1 µm de diamètre. Sous ces microvillosités on remarque des vésicules de pinocytose. Pour ces auteurs la présence de microvillosités développées dans la lumière glandulaire semble être en accord avec l'hypothèse selon laquelle des substances provenant de la lumière glandulaire, et qui agiraient peut-être en tant que stimuli pour la sécrétion hormonale, pourraient être absorbées par la cellule au pôle apical.

JOHNSON et Mc MINN (1970)(173) étudiant l'épithélium pylorique du chat, remarquent eux aussi que le pôle apical des cellules endocrines atteint fréquement la lumière glandulaire; ils décrivent également des microvillosités et des vésicules de pinocytose et émettent la même hypothèse que SOLCIA et coll. (1967)(241). Ils distiguent trois types de granulations;le plus souvent une cellule ne contient qu'un seul type de granule mais on remarque parfois des cellules pouvant contenir des granules de différents types. Les

trois types de granules sont les suivants:

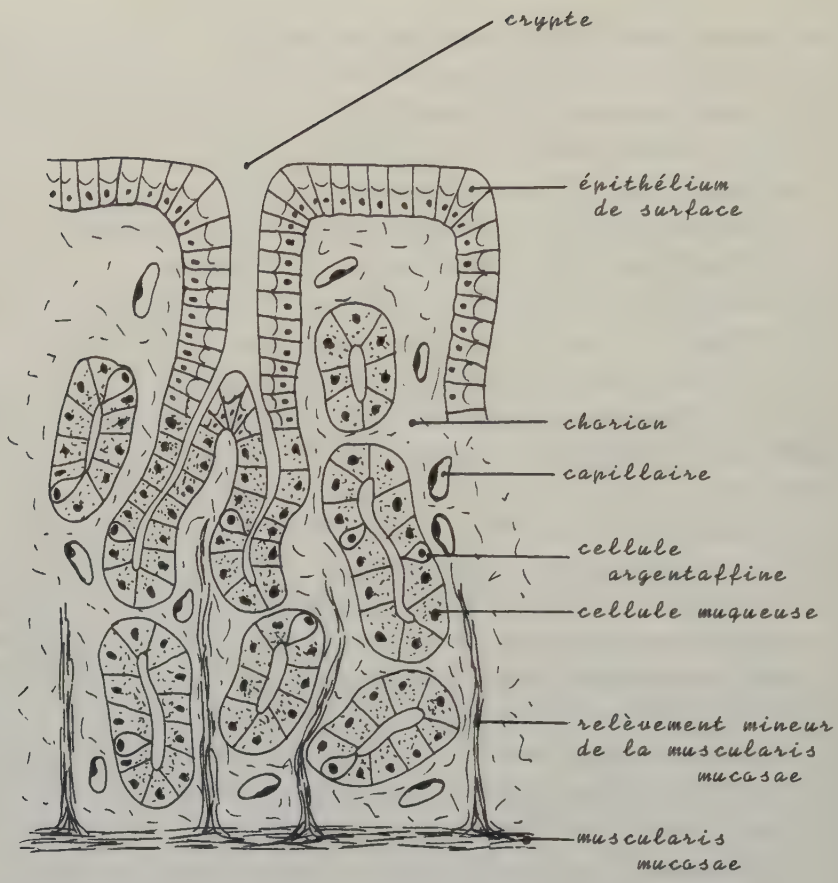
- le premier type est constitué de granules petits et sphériques, contenant une substance de densité électronique moyenne souvent avec un coeur plus dense;
- les granules du second type sont plus gros, de densité électronique élevée au centre et avec une périphérie translucide;
- les granules du troisième type sont les plus gros et contiennent une substance de densité électronique uniformément faible.

LECHAGO et BENCOSME (1970)(190) étudiant les cellules endocrines de l'estomac et du duodenum chez le chien, identifient d'après leurs granules, 7 types de cellules différents dont 4 se rencontrent dans l'estomac:

- un premier type de cellules avec de petites granulations très denses, rencontrées dans le fundus et l'antre pylorique;
- un second type de cellules avec des granules ronds et denses ressemblant aux cellules "A" des ilots du pancréas et qui sont supposées produire du glucagon; ce type de cellule est rencontré dans le fundus;
- un troisième type de cellules contenant des granules ronds, de densité électronique moyenne, ressemblant aux cellules "D" des ilots du pancréas; ces cellules sont rencontrées dans le fundus et l'antre pylorique;
- enfin un quatrième type de cellules contenant de nombreux granules de très faible densité électronique et entourés par une membrane nettement définie est rencontré au niveau du pylore.

II.1.3. L'antre pylorique.

Cette région de l'estomac est caractérisée par la présence de "glandes pyloriques" dans le chorion de sa muqueuse. Ce sont des glandes tubuleuses contournées, courtes et tortueuses; elles possèdent une lumière assez large qui débouche au fond des cryptes qui sont étroites et profondes dans cette région. (fig.25)

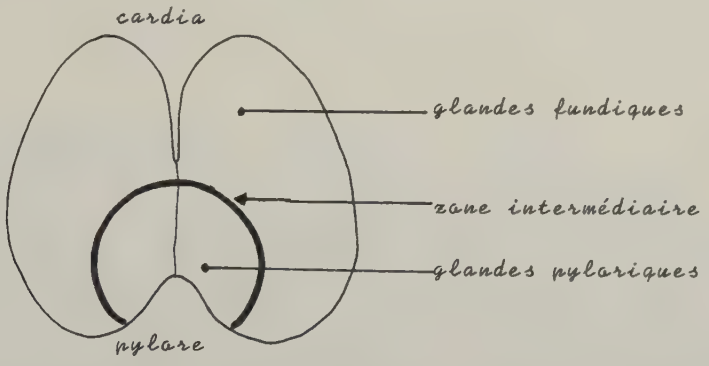


(fig.24)- coupe schématique des glandes pyloriques.
(d'après POIRIER et CHEUREAU (1975)(224))

En 1920, MIYAGAWA (203), étudiant la répartition des glandes gastriques chez plusieurs espèces, mesure l'extension relative de la région ne contenant que des glandes fundiques et de celle contenant uniquement des glandes pyloriques. Pour les trois espèces considérées, la répartition de ces glandes est exactement symétrique sur les faces antérieure et postérieure de l'estomac.

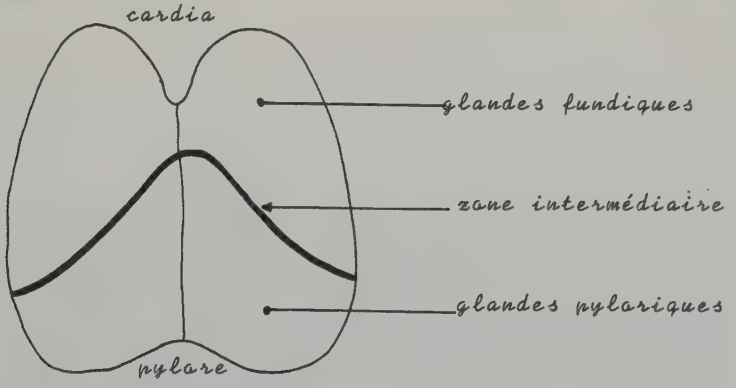
Chez le cobaye la zone ne contenant que des glandes pyloriques s'étend le long de la petite courbure (longue de 3,5 cm) sur une distance de 1,7 cm à partir du pylore; soit approximativement

un peu plus de $\frac{5}{10}$ de la longueur totale; l'extension le long de la grande courbure est à peu près identique; la zone intermédiaire mesure 1 mm de large et décrit une ligne courbe. (fig.26)



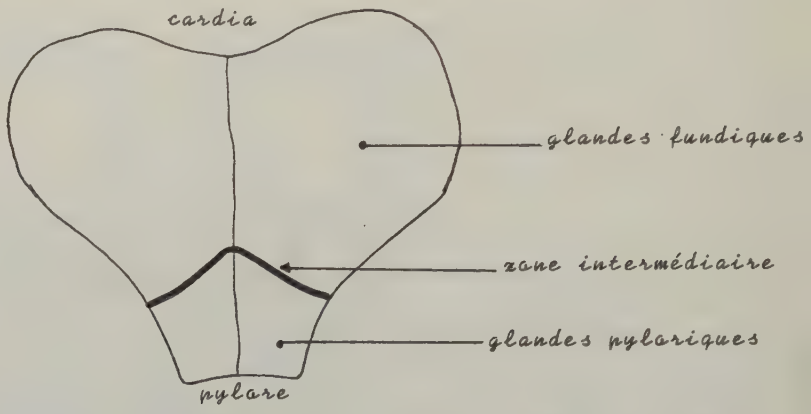
(fig.26)- Zones fundique et pylarique de l'estomac du cobaye. (estomac étalé) (d'après MIYAGAWA (1920)(203))

Chez le lapin la zone pylorique s'étend sur 4,5 cm à partir du pylore, le long de la petite courbure (longue de 6,5 cm); elle couvre environ $\frac{7}{10}$ de la longueur totale; l'extension de cette zone est la même le long de la grande coubure et la zone intermédiaire mesure 1 mm; proportionnellement c'est chez le lapin que l'extension de la zone pylorique est la plus grande. (fig.27)



(fig.27)- Zones fundique et pylarique de l'estomac du lapin. (estomac étalé) (d'après MIYAGAWA (1920)(203))

Chez la chat, la zone pylorique s'étend sur 5 cm le long de la petite courbure (longue de 12 cm), soit environ $\frac{4}{10}$ de la longueur totale. (fig.28)



(fig.28)- Zones fundique et pylorique de l'estomac du chat. (estomac étalé) (d'après MIYAGAWA (1920)(203))

Les glandes pyloriques sont constituées par deux types cellulaires: les cellules muqueuses qui sont de loin les plus nombreuses et les cellules argentaffines (POIRIER et CHEVREAU (1975)(224).

HELLENDER (1964)(159) note la présence dans les glandes pyloriques, en plus des cellules muqueuses, de cellules argentaffines avec une fréquence et une disposition semblables à celles observées dans les glandes fundiques, mais il remarque également la présence de quelques cellules bordantes et très exceptionnellement de cellules principales. Il donne également quelques précisions sur l'ultrastructure des glandes pyloriques; il ne remarque pas de limite nette entre le fond de la crypte et le début de la glande; le diamètre minimum d'un tube glandulaire est de 20 µm et ces tubules sont entourés par une membrane basale de 250 Å d'épaisseur. La lumière glandulaire est située approximativement au centre des tubules et elle présente un diamètre moyen de 1 µm.

II.1.3.1. Les cellules muqueuses.

II.1.3.1.1. Description.

Les cellules muqueuses sont cubiques ou prismatiques et pos-

sèdent un noyau applati en région basale. Leur cytoplasme contient des grains de mucus. Elles sont comparables morphologiquement aux cellules muqueuses des glandes salivaires mais le mucus qu'elles sécrètent est identique à celui sécrété par les cellules mucipares de l'épithélium de revêtement (il contient des mucopolysacchrides neutres) (CHEVREMONT (1956)(113)).

II.1.3.1.2. Description en microscopie électronique.

Pour HELLENDER (1964)(159), bien que les cellules mucoïdes de la région pylorique présentent certaines variations dans leur ultrastructure selon leur position au sein de la muqueuse, il n'est pas nécessaire de distinguer plusieurs types cellulaires. Pour lui, la plus part des cellules muqueuses de la région pylorique sont prismatiques, d'une hauteur moyenne de 10 µm; en règle générale leur pôle apical est recouvert d'un petit nombre de microvillosités d'un diamètre moyen de 0,10 µm. Quelques cellules pyloriques, principalement celles qui contiennent un grand nombre de grains de sécrétion, sont dépourvues de microvillosités.

Sur les parois latérales on remarque régulièrement une barre terminale et des desmosomes; la membrane cytoplasmique des faces latérales a un trajet très tortueux, ce qui détermine de nombreuses interdigitations cytoplasmiques entre deux cellules voisines, qui sont plus nombreuses en partie basale. Sur la face basale de la cellule la membrane cytoplasmique est faiblement ondulée.

La principale caractéristique de ces cellules pyloriques est la présence de grains de sécrétion dans leur cytoplasme, au pôle apical; en règle générale ces granules sont très peu nombreux dans une zone d'environ 1 µm d'épaisseur le long des parois latérales. Le nombre de ces granules varie considérablement entre les cellules; on trouve fréquement des cellules contenant plus de 100 granules alors que la cellule adjacente en contient moins de 10. Les granules sont en général plus nombreux dans les cellules proches de la surface de la muqueuse que dans celles du fond des glandes. Ces grains de sécrétion sont ronds ou ovales et ont un diamètre moyen de 0,32 µm; Ils contiennent une substance amorphe, de densité électronique moyenne et présentant fréquement un coeur plus dense; ils sont entourés par une membrane bien nette.

De nombreuses mitochondries sont présentes dans tout le cytoplasme mais elles sont plus nombreuses en région supra-nucléaire; elles sont le plus souvent allongées et leur plus petit diamètre est de l'ordre de 0,23 µm; la structure de leur membrane est typique ainsi que la disposition des cloisons internes. Elles peuvent contenir une ou deux particules opaques d'un diamètre de 400 Å; dans certaines cellules les mitochondries peuvent contenir des particules d'un diamètre de 900 Å. La structure des mitochondries varie selon la position de la cellule; dans les cellules proches de la surface, les mitochondries sont plus allongées et contiennent un plus grand nombre de membranes internes; elles contiennent également des particules plus fréquement que dans les cellules des couches profondes.

On trouve généralement un appareil de Golgi en région paranucléaire composé de vacuoles allongées, formant souvent des dilatations fusiformes; on rencontre également un petit nombre de vésicules d'un diamètre moyen de 450 Å et contenant une substance de densité électronique assez élevée. Dans le voisinage de l'appareil de Golgi on trouve un petit nombre de granules sécrétoires à contenu assez dense, dont la taille varie considérablement de 0,4 µm à la taille d'une vésicule golgienne (dans ce dernier cas ils sont impossibles à différencier).

La plus grande partie des ribosomes est rencontrée sous forme de petits groupes de 4 à 8. Le noyau se situe en partie basale; il est rond ou ovale et son contour est légèrement ondulé; il est entouré par une membrane nucléaire typique, à trois couches, ponctuée par de nombreux pores; il contient de nombreuses particules très denses, regrouppées en quelques petits amas dans la région centrale et répartis à la périphérie.

JOHNSON et Mc MINN (1970)(173) travaillant sur le chat, distinguent quatre types de cellules muqueuses dans la région de l'antre pylorique (contrairement à HELLENDER (1964)(159)); ce sont les cellules muqueuses de surface, celles du haut des cryptes, celles du bas des cryptes et les cellules glandulaires; nous les examinerons successivement.

Par souci de brièveté nous ne donnerons pas ici une description complète de ces quatres types cellulaires, mais seulement les

détails par lesquels ces cellules diffèrent du type cellulaire décrit par HELLENDER (1964)(159)).

- Les cellules muqueuses de surface.("surface cells")

En plus des interdigitations de la membrane cytoplasmique latérale, l'espace intercellulaire présente de nombreuses dilatations (principalement dans les deux tiers inférieurs de la cellule) Le noyau ovale et situé dans la moitié inférieure de la cellule; la membrane nucléaire est ponctuée de pores, mais ceux-ci semblent être en moins grand nombre que dans la plupart des autres types cellulaires.

L'appareil de Golgi se situe en position supra-nucléaire.

Les granules de mucigène, de forme variable, sont fréquement séparés de la membrane cytoplasmique apicale par une zone de cytoplasme contenant des tonofilaments qui proviennent du centre des microvillosités.

Ces cellules contiennent des inclusions de glycogène caractéristiques qui sont localisées en région péri-nucléaire; ce sont de petits amas de densité électronique élevée, souvent associés à des structures ovoïdes ou en forme de poire; ces structures sont entourées par une membrane lisse et contiennent une substance finement granuleuse, de densité électronique élevée au "coeur" et plus faible dans le "cortex"; elles mesurent environ 0,1 à 0,2 µm. On ne les retrouve pas dans les régions du cytoplasme qui sont dépourvues d'inclusions glycogéniques, alors qu'on peut parfois trouver des inclusions de glycogène seules.

- Les cellules du haut des cryptes.("upper pit cells")

Elles ressemblent beaucoup aux cellules de surface, mais présentent cependant quelques particularités. Elles sont moins hautes et montrent rarement des dilatations de l'espace inter-cellulaire.

Le noyau est de forme plus arrondie et situé en position plus basale. Les grains de mucigène sont plus nombreux et de taille beaucoup plus variable; ils se répartissent d'ordinaire dans toute la moitié supérieure de la cellule.

Ces cellules ne contiennent ni inclusions glycogéniques, ni structures associées à ces inclusions.

- Les cellules du bas des cryptes.("lower pit cells")

Elles contiennent en plus des grains de mucigène localisés dans leur tiers supérieur, de grandes vacuoles entourées par une membrane lisse. Ces vacuoles sont d'une taille deux à trois fois supérieure à celle des grains de mucigène et sont beaucoup moins nombreuses que ces derniers. Elles contiennent une substance d'assez faible densité électronique, amorphe dans certaines vacuoles, ou contenant quelques structures fibrillaires. Ces vacuoles sont situées en région supra-nucléaire mais ne se rencontrent jamais dans la partie apicale de la cellule. Sur certaines préparations, elles apparaissent étroitement liées à l'appareil de Golgi dont elles pouraient être issues.

Le nombre des mitochondries semble supérieur à celui observé dans les cellules des niveaux supérieurs.

- Les cellules glandulaires.("gland cells")

Elles sont plus cubiques; il n'y a pas de dilatations de l'espace inter-cellulaire mais on remarque une grande quantité d'interdigitations cytoplasmiques.La face supérieure de la cellule contient des microvillosités mais celles-ci sont moins nombreuses et moins développées que dans les cellules des niveaux supérieurs.

Le noyau est ovale et occupe la base de la cellule.

Ces cellules contiennent une grande quantité de grains de mucigène de taille et de forme variables, qui peuvent s'étendrent jusqu'à la base de la cellule.

Le nombre des mitochondries est moins élevé.

Certaines cellules peuvent contenir des vacuoles semblables à celles rencontrées dans les cellules du bas des cryptes mais elles ont alors une taille à peu près identique à celle des grains de mucigène.

II.1.3.2. Les cellules argentaffines.

Elles présentent les caractéristsques générales de toutes les cellules endocrines du tube digestif, que nous avons déjà mentionnées. Nous rappelerons seulement ici deux études où il est question des cellules argentaffines de l'antre pylorique.

JOHNSON et Mc MINN (1970)(173) signalent que chez le chat les

cellules argentaffines se rencontrent de façon isolée et principalement dans les glandes pyloriques; quelques unes sont rencontrées dans la partie inférieure des cryptes. Ces auteurs identifient trois types de granules différents pouvant occasionnellement se retrouver dans une même cellule. Ces trois types ont été décrits dans le chapitre précédent consacré à la région fundique.

LECHAGO et BENCOSME (1970)(190) travaillant sur le chien, identifient eux aussi d'après les granulations qu'elles contiennent, trois types différents de cellules endocrines au niveau de l'antre pylorique (deux de ces types cellulaires étant communs à l'antre pylorique et à la région fundique). Ces trois types ont été décrits dans le chapitre concernant les cellules endocrines de la région fundique.

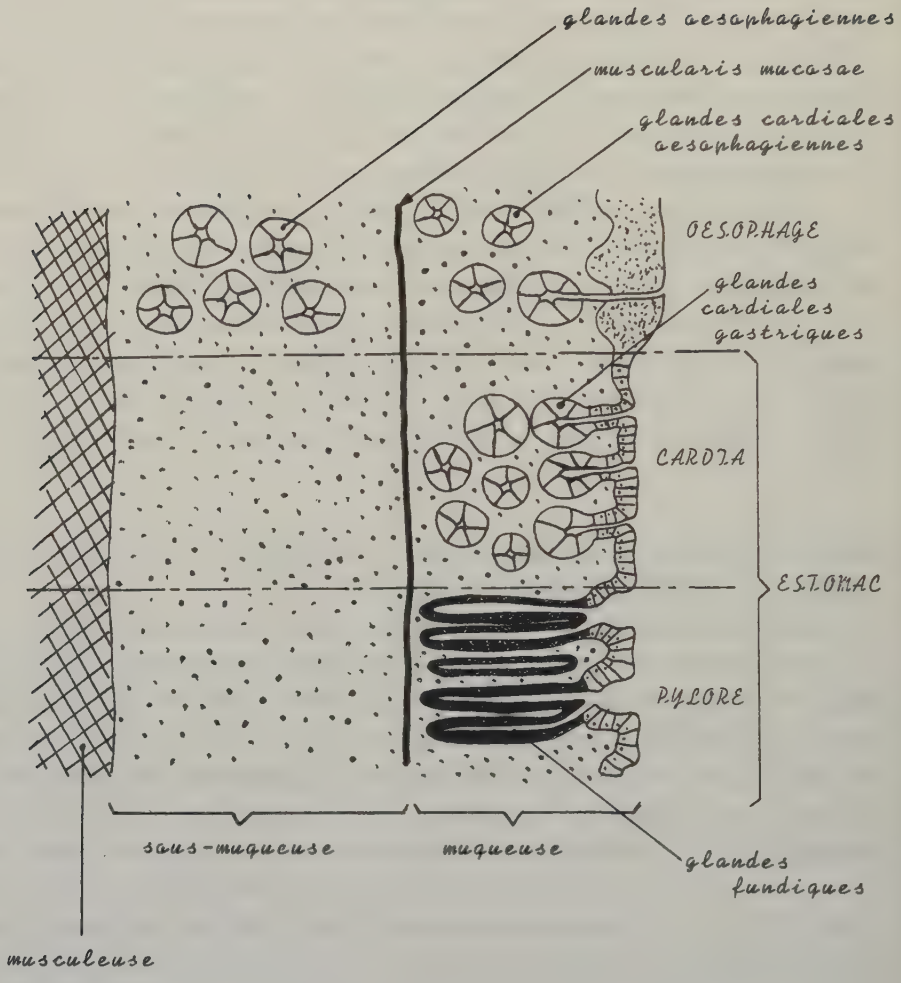
II.2. Les zones de transition.

II.2.1. Le cardia et la zone cardiale.

II.2.1.1. Le cardia.

Le cardia est la zone de passage entre l'oesophage et l'estomac. Chez le hamster, le rat et la souris, où le cardia s'ouvre dans le préestomac à quelques millimètres de la jonction avec la partie glandulaire , l'épithélium "pavimenteux stratifié" (kératinisé chez le rat et la souris) de l'oesophage se poursuit et tapisse tout le préestomac. Chez les autres espèces (dépourvues de préestomac) le cardia se caractérise par le passage brutal de l'épithélium "pavimenteux stratifié non kératinisé" de l'oesophage à l'épithélium "prismatique simple à cellules à pôle muqueux fermé" de l'estomac. (fig.29)

Cette zone de passage peut présenter ou non des systèmes d'obturation de nature et de localisation variables. BOTHA (1958)(98) remarque que chez la souris le cardia possède un sphinter musculaire formé de fibres musculaires striées, alors que chez la taupe ce sont des cellules musculaires lisses qui interviennent. Chez cette dernière espèce le sphincter se situe autour du cardia alors que chez le rat il se situe légèrement en avant, à l'extrémité distale de l'oesophage. Chez d'autres animaux ainsi que chez l'homme, où aucun sphincter anatomique n'a pu être mis en évidence, des con-



(fig.29)- Schéma de la région oesophago-stomacale.
(d'après POIRIER et CHEVREAU (1975)(224))

tractions physiologiques existent pourtant.

Chez le lapin, BOTHA (1958)(97) met en évidence un double mécanisme d'occlusion du cardia. Ce système est constitué d'une part par un important sphincter musculaire situé légèrement en avant du cardia, à l'extrémité de l'oesophage, mettant en oeuvre des fibres musculaires striées provenant de la tunique musculaire de l'oesophage et des cellules musculaires lisses; d'autre part on note la présence d'un diverticule pédiculé de la muqueuse gastrique de forme circulaire, correspondant à la zone des glandes cardiales. Cette papille forme: "...un tampon étanche qui bouche l'orifice du cardia aussi efficacement qu'un bouchon de liège dans une bouteille". (BOTHA (1958)(97)).

Mais ce repli muqueux n'a pas qu'une action passive; à son niveau, la muscularis-mucosae devient une couche épaisse contenant de grosses et longues fibres musculaires lisses; à la base du repli muqueux ces fibres se disposent en paquets et rayonnent à l'intérieur du repli, vers la surface. On remarque également un grand nombre de fibres élastiques. Tout ceci confère à cette structure une certaine motricité. Ce double système d'obturation du cardia particulier au lapin, a fait dire à BOTHA (1958)(97) :
"...Le sphincter et le repli agissent en synergie pour former le plus merveilleux mécanisme d'occlusion entre l'estomac et l'oesophage jamais observé." (fig.30)

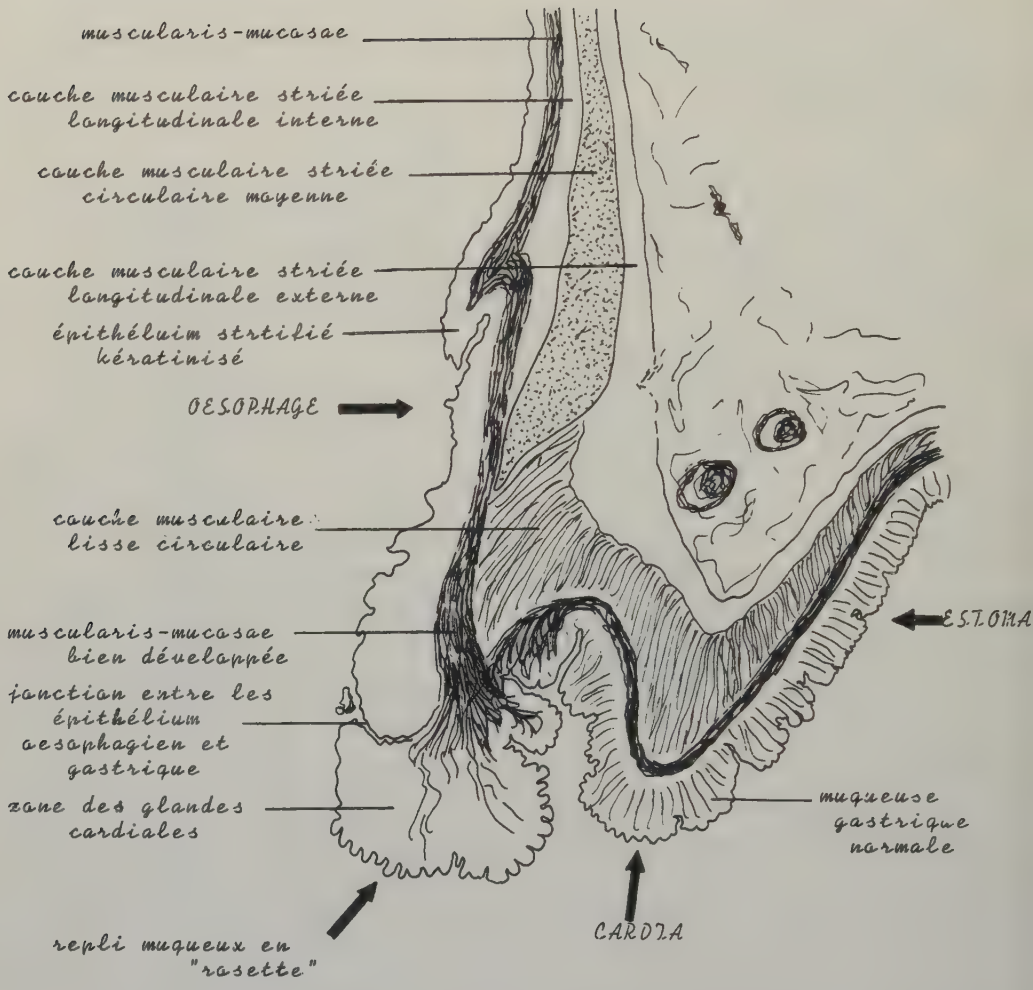
Dans son travail sur l'estomac du lapin, MORE (1969)(210) remarque que la muqueuse gastrique pénètre à l'intérieur du conduit oesophagien (à l'inverse de ce qui se passe chez le cheval, le porc, le hamster, le rat et la souris, où c'est l'épithélium malpighien de l'oesophage qui se prolonge dans l'estomac).

II.2.1.2. La zone cardiale.

La zone cardiale est caractérisée par la présence dans le chorion de sa muqueuse, de glandes "cardiales gastriques" qui ont une structure identique à celle des glandes cardiales oesophagiennes.

II.2.1.2.1. Les glandes cardiales.

Les glandes cardiales sont des glandes tubuleuses simples ou



(fig.30)- Jonction oesophago-stomacale chez le lapin.
(d'après BOTHA (1958)(97))

ramifiées, plus ou moins contournées. Les cellules des glandes cardiales typiques sont des cellules mucoïdes, assez régulièrement prismatiques à noyau aplati refoulé à la base. Elles ressemblent morphologiquement aux cellules muqueuses des glandes salivaires. Elles sont riches en dipeptidases (BLASCHKO et SANDERS cité par CHEVREMONT(1956)(113)).Certaines cellules possèderaient des estérases ce qui est peut-être en relation avec l'activité lipolytique du suc gastrique (MAYERSBACH cité par CHEVREMONT (1956)(113)).

Chez le chat, on rencontre 2 à 4 groupes de glandes cardiales qui sont plus petites que celles des régions fundique et pylorique. Les cellules glandulaires sont prismatiques et assez hautes, elles renferment un grand nombre de petites granulations. On remarque entre ces cellules quelques cellules bordantes, en plus grand nombre que chez le cobaye et le lapin (MIYAGAWA (1920)(203)).

Chez le cobaye et le lapin, on rencontre 2 à 3 groupes de glandes cardiales qui contiennent toujours quelques cellules bordantes disposées le long du tube glandulaire mais jamais en amas (MIYAGAWA (1920)(203)).

Pour BOTHA (1958)(97), chez le lapin les glandes cardiales sont rares, très tortueuses et superficielles; elles ne contiennent pas ou très peu de cellules bordantes.

Toujours chez le lapin, MORE (1969)(210) décrit des glandes tubuleuses simples (alors qu'elles sont ramifiées chez l'homme et le porc), légèrement contournées, avec une lumière glandulaire filiforme et s'ouvrant au fond de cryptes trappues; l'épithélium glandulaire, identique à celui des glandes fundiques, est formé par les deux même types cellulaires: des cellules principales et des cellules bordantes.

II.2.1.2.2. Extension de la zone cardiale.

Dès le début du siècle, BENSLEY (1902)(91) montre que la structure exacte et l'étendue de cette zone dépend de l'espèce animale considérée; il remarque que les glandes cardiales les plus typiques ne contiennent que des cellules muqueuses alors que d'autres glandes, moins typiques, peuvent contenir des cellules muqueuses et des cellules bordantes, ou même des cellules muqueuses, des cellules bordantes et quelques cellules principales.

MIYAGAWA (1920)(203) considère que la zone cardiale correspond, chez le cobaye, le lapin et le chat, à une étroite bande entourant immédiatement l'orifice du cardia.

Chez le chat, BOWIE (1940)(99) et JOHNSON et Mc MINN (1970) (173) donnent à cette zone cardiale la même extension: "...un anneau de quelques millimètres entourant le cardia."

Chez le lapin, MORE (1969)(210) considère une zone un peu plus étendue alors que pour BOTHA (1958)(97), toujours chez le lapin, la zone où l'on rencontre des glandes cardiales correspond exclusivement au repli muqueux qui obstrue le cardia; cette zone s'arrêtant brutalement à la partie distale de ce repli et laissant la place à la région fundique.

Chez le rat, la zone des glandes cardiales est constituée par une étroite bande le long de la ligne de séparation entre le préestomac et l'estomac glandulaire (HEBEL et STROMBERG (154)).

II.2.2. Le pylore.

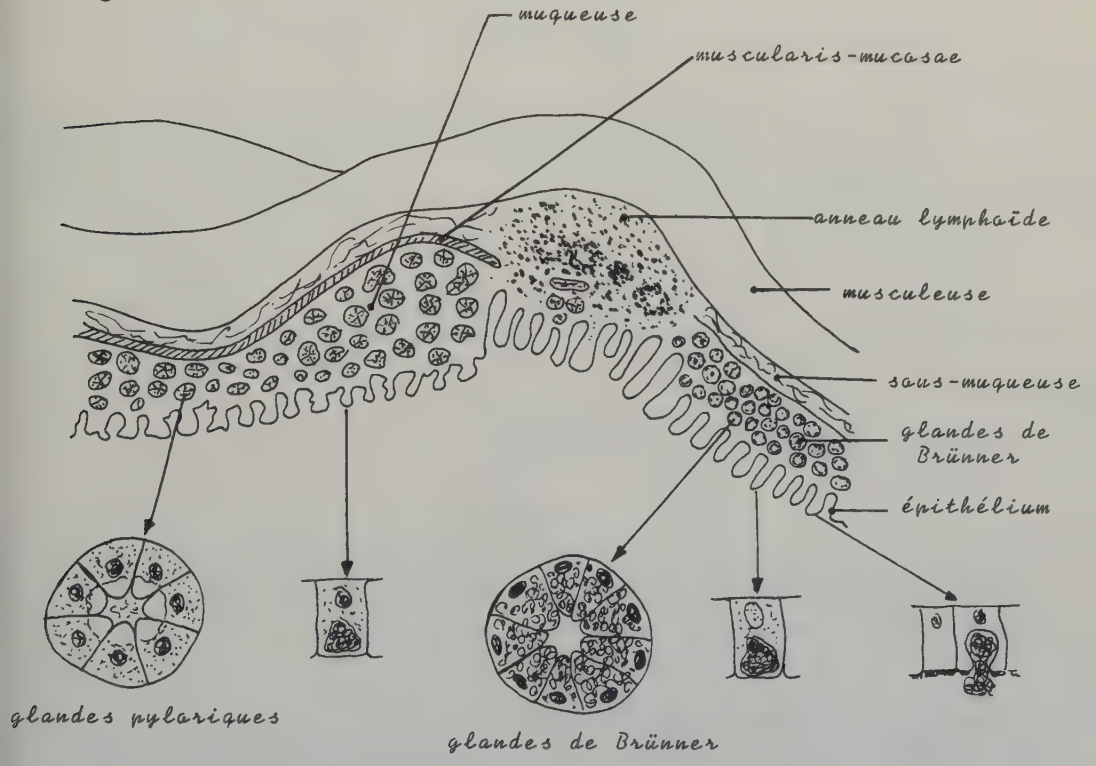
Appelé aussi "canal pylorique", c'est la zone de passage entre l'estomac et le duodenum. Il est caractérisé par le brusque passage de l'épithélium "prismatique simple à cellules à pôle muqueux fermé" de l'estomac à l'épithélium "prismatique simple à entérocytes et à cellules caliciformes" de l'intestin.

La couche musculaire circulaire interne montre à ce niveau un épaississement formant le sphincter pylorique. On remarque dans la tunique sous-muqueuse, quelques glandes muqueuses qui sont la continuation des glandes de Brünner du duodenum.

Chez le lapin, MORE (1969)(210) remarque que les rares glandes présentes au niveau du pylore ont une disposition particulière (à mettre en relation avec celle des glandes de Brünner du début du duodenum que nous étudierons plus loin). Elles se situent entre l'épithélium de revêtement et la muscularis-mucosae et on n'en trouve pas en région sous muqueuse.

Ce même auteur remarque que le sphinter musculaire est plus ou moins développé suivant les espèces considérées; ainsi, s'il apparait comme un anneau musculaire bien individualisé chez le rat, on ne remarque chez le lapin qu'un épaississement de la tunique musculeuse.

MORE (1969)(210), toujours chez le lapin, remarque qu'à ce niveau l'épaisseur de la muqueuse diminue brutalement (elle ne mesure plus que le tiers de la hauteur normale) et que la muscularis-mucosae est interrompue. Mais surtout il met en évidence la présence d'une "amygdale lymphoïde" de forme annulaire (forme confirmée par des coupes sériées) contenant des centres germinatifs. L'épaisseur de cet anneau varie et elle est maximale en position dorsale et ventrale. En certains endroits on trouve des lymphocytes au contact même de l'épithélium de revêtement, la couche glandulaire ayant disparue; cet auteur pense qu'il pourraient traverser l'épithélium de revêtement par diapédèse et, par phagocytose, contribuer à limiter la prolifération bactérienne très importante dans la région de l'antrum (VIALLARD et RAYNAUD (1966) cités par MORE (1969)(210)) (fig.31)



(fig.31)- Passage gastro-duodenal chez le lapin.
(d'après MORE (1969)(210))

III. ETUDE QUANTATIVE.

dans ce chapitre nous avons réuni, espèce par espèce, les résultats des différentes études quantitatives dont nous avons pu prendre connaissance. D'une espèce à l'autre, il semble parfois manquer des paragraphes; c'est que nous n'avons pas trouvé d'études s'y rapportant.

III.1. Le chat.

III.1.1. La muqueuse gastrique.

III.1.1.1. Le poids de la muqueuse.

HOGBEN et coll. (1974)(165) effectuant des mesures sur quatres chats donnent les résultats suivants:

poids corporel (en kg)	2,25
poids de l'estomac (en g)	19±2
corps gastrique (% du poids de l'estomac)	83±1
muqueuse (% de la paroi)	48±1
muqueuse (% du poids de l'estomac)	39±1
muqueuse (en g/kg de poids corporel)	3,4±0,4
muqueuse (en g/m^2 de surface corporelle)	44±4

III.1.1.2. Epaisseur de la muqueuse.

OI et coll. (1958)(215) travaillant sur 5 chats adultes remarquent que l'épaisseur de la muqueuse gastrique est maximale dans la portion centrale du fundus (elle atteint alors 0,75 mm); elle diminue ensuite quand on se rapproche du sommet du fundus ou de la zone de jonction avec l'antre pylorique.

III.1.1.3. Composition de la muqueuse.

HOGBEN et coll. (1974)(165) étudiant le poids relatif des différents types cellulaires ainsi que celui du chorion de la muqueuse du fundus donne les résultats suivants:

cellules bordantes	33% (26-38)
cellules principales	20% (8-28)
cellules muqueuses de surface	19% (18-22)
cellules muqueuses du collet	10% (8-14)
chorion	18% (12-23)

III.1.1.4. Taille des glandes gastriques.

OI et coll. (1958)(215) précisent que la longueur des glandes varie comme l'épaisseur de la muqueuse; les glandes les plus longues (0,58 mm) se situent au centre du fundus; les plus petites sont situées en région cardiale (0,24 mm) ou au bord de la zone de jonction avec l'antre pylorique (0,28 mm).

III.1.2. Les différents types cellulaires.

III.1.2.1. Les cellules principales.

III.1.2.1.1. Quantité.

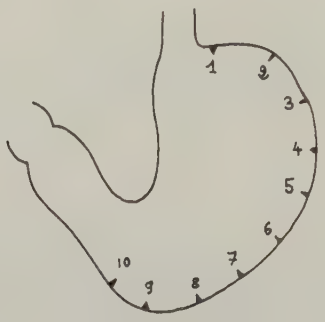
HOGBEN et coll. (1974)(165) donnent les résultats suivants:

cellules principales		
g/kg de poids vif	% du poids de l'estomac	g/m^2 de surface corporelle
0,68 ± 11	8 ± 1	9

III.1.2.1.2. Répartition.

BOWIE (1940)(99) montre en effectuant des coupes de muqueuse gastrique à différents niveaux, que la répartition des cellules principales n'est pas uniforme. On trouve quelques cellules principales dans les glandes situées près du cardia (zone 1), leur nombre augmente progressivement pour atteindre le maximum dans les glandes situées sur la grande courbure à peu près à mi-distance du cardia et du pylore (zones 5 et 6); puis il diminue progressivement

et devient nul à l'endroit où la muqueuse pylorique commence (zone 10). (fig.32)



(fig.32)- Emplacements des différentes zones de prélèvements.
(d'après BOHZE (1940)(99))

III.1.2.2. Les cellules bordantes.

III.1.2.2.1. Quantité.

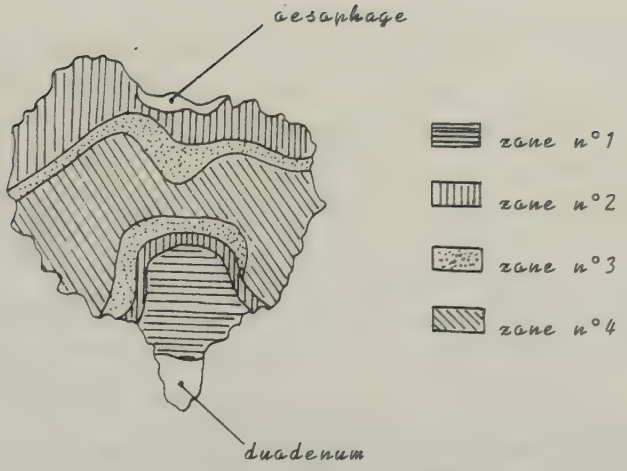
HOGBEN et coll. (1974)(165) donnent les résultats suivants:

cellules bordantes		
g/kg de poids vif	% du poids de l'estomac	g/m^2 de surface corporelle
1,1 ± 0,2	13 ± 1	15

III.1.2.2.2. Répartition.

MIYAGAWA (1920)(203) travaillant sur un seul chat remarque la présence de cellules bordantes, en petit nombre, isolées, dans les glandes des régions pylorique et cardiale, alors qu'elles sont présentes en grand nombre et en groupe dans les glandes du fundus et de la région prépylorique.

READ et JOHNSTONE (1961)(228) travaillant sur 5 chats, effectuent des comptages de cellules bordantes en différents points de la muqueuse gastrique; ils peuvent ainsi définir 4 zones selon le nombre de cellules bordantes rencontrées dans le champ du microscope, au fort grossissement (X 440).(fig.33)



(fig.33)- Répartition des cellules bordantes.
(d'après READ et JOHNSTONE (1961)(228))

- zone n°1: dans cette zone le nombre des cellules bordantes rencontrées dans un champ est inférieur à 10; cette zone ne contenant pratiquement pas de cellules bordantes correspond à la muqueuse de l'antre pylorique, jusqu'à une distance de 4 à 6 cm à partir du pylore, mesurée le long de la petite courbure.

- zone n°2: dans cette zone, le nombre des cellules bordantes est compris entre 10 et 59; cette zone contenant assez peu de cellules bordantes correspond à la muqueuse cardiale, jusqu'à une distance de 2 cm à partir du cardia, mesurée le long de la petite courbure, ainsi qu'à une bande de 2 cm juxtant la zone de l'antre pylorique.

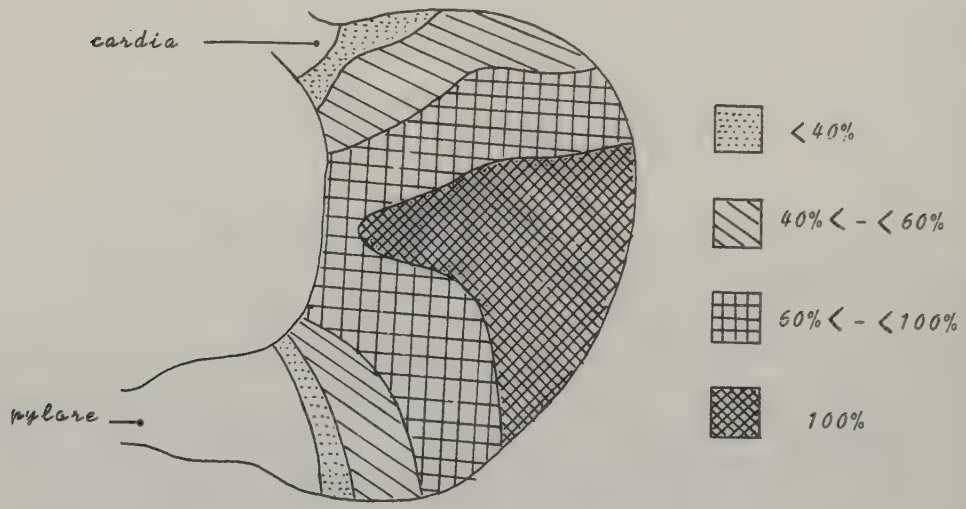
- zone n°3: dans cette zone le nombre des cellules bordantes est compris entre 60 et 100; cette zone comprend 2 bandes étroites intercallées entre les zones précédentes et le fundus.

- zone n°4: dans cette dernière zone le nombre de cellules bordantes est supérieur à 100; cette zone correspond au fundus.

Ces auteurs obtiennent des résultats semblables pour les 5 animaux étudiés; nous avons reproduit figure 33, une des cartes établie pour chaque animal et non une représentation moyenne. Ces auteurs remarquent d'autre part que la distribution qu'ils

observent pour les cellules bordantes suit celle observée par BOWIE (1940)(99) pour les cellules principales.

OI et coll. (1958)(215) travaillant sur 5 chats, procèdent au comptage des cellules bordantes en différents lieux de la muqueuse gastrique. Pour chaque zone de prélèvement considérée ils comptent le nombre de cellules bordantes présentes dans un champ circulaire de 0,02 mm^2. Ils établissent ensuite différentes zones selon le pourcentage de cellules bordantes qu'elles contiennent en prenant comme référence (100%) la zone où le comptage est maximum. (fig.34)



(fig.34)- Répartion des cellules bordantes chez le chat. (d'après OI et coll. (1958)(215))

Sur chaque face de l'estomac la zone où les cellules bordantes sont les plus nombreuses correspond à un triangle dont la base suit la grande courbure, en son milieu, et dont le sommet est dirigé vers le milieu de la petite courbure. Ils remarquent que cette distribution est semblable à celle observée chez le chien.

III.2. Le chien.

III.2.1. La muqueuse gastrique.

III.2.1.1. Poids de la muqueuse.

HOGBEN et coll. (1974)(165) travaillant sur 5 chiens obtiennent les résultats suivants:

poids corporel (en kg)	19,9 ± 4,6
poids de l'estomac (en g)	131 ± 24
fundus (% du poids de l'estomac)	81 ± 24
muqueuse (% de la paroi)	42 ± 1
muqueuse (% du poids de l'estomac)	34 ± 1
muqueuse (en g/kg de poids vif)	2,4 ± 0,3
muqueuse (en g/m^2 de surface corporelle)	62 ± 8

III.2.1.2. Epaisseur de la muqueuse.

OI et coll. (1958)(215) travaillant sur 10 chiens adultes mesurent l'épaisseur de la muqueuse gastrique en différents points et obtiennent les résultats suivants: l'épaisseur maximale (1,15mm) est observée au niveau de la base du fundus et de l'antre pylorique; la muqueuse devient plus fine à mesure que l'on s'approche du sommet du fundus où elle ne mesure plus que 0,65 mm.

III.2.1.3. Taille des glandes.

OI et coll. (1958)(215) remarquent que la taille des glandes gastriques varie en même temps que l'épaisseur de la muqueuse. Ces glandes mesurent 0,65 mm de long au niveau de la base du fundus, ce qui est leur taille maximale, alors qu'elles ne font plus que 0,4 mm de long au sommet du fundus.

III.2.1.4. Composition de la muqueuse.

HOGBEN et coll. (1974)(165) donnent les résultats suivants:

	% du poids de la muqueuse
cellules bordantes	32% (18 - 46)
cellules principales	23% (9 - 13)
cellules muqueuses de surface	18% (13 - 31)
cellules muqueuses du collet	11% (8 - 12)
chorion	16% (12 - 23)

III.2.2. Les différents types cellulaires.

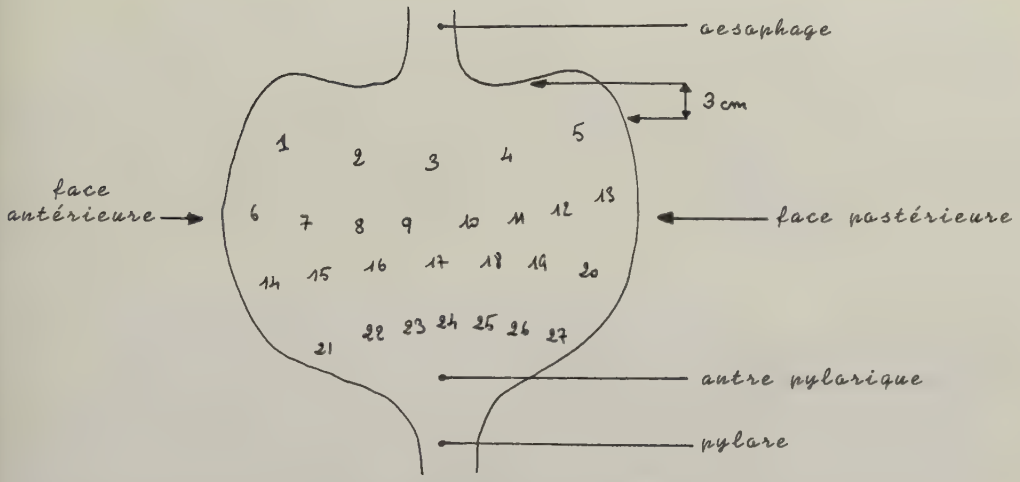
RITCHIE et coll. (1966)(229) procèdent au comptage des différents types cellulaires en divers points de la muqueuse gastrique; ils travaillent sur 30 chiens.

Ils mettent en évidence que la répartition des différents types cellulaires est identique sur les faces postérieure et antérieure de l'estomac ainsi que sur la petite et la grande courbure. Ils remarquent que la muqueuse cardiale est plus mince (300 µm) que la muqueuse du fundus (700 µm) et qu'elle est très pauvre en cellules principales et en cellules bordantes; elle est par contre plus riche en cellules muqueuses du collet. Cette zone cardiale, dont la densité cellulaire est globalement moindre que celle de la zone fundique, s'étend au moins sur 3 cm à partir de la jonction oesophago-cardiale. Les cellules muqueuses du collet sont nombreuses également dans la zone de jonction entre le fundus et l'antre pylorique, qui est bien marquée (à l'inverse de ce que l'on rencontre chez l'homme); la zone mixte dans laquelle on rencontre à la fois des éléments glandulaires du fundus et de l'antre pylorique correspond à une bande étroite d'environ 0,1 mm de large;
(fig.35 et fig.36)

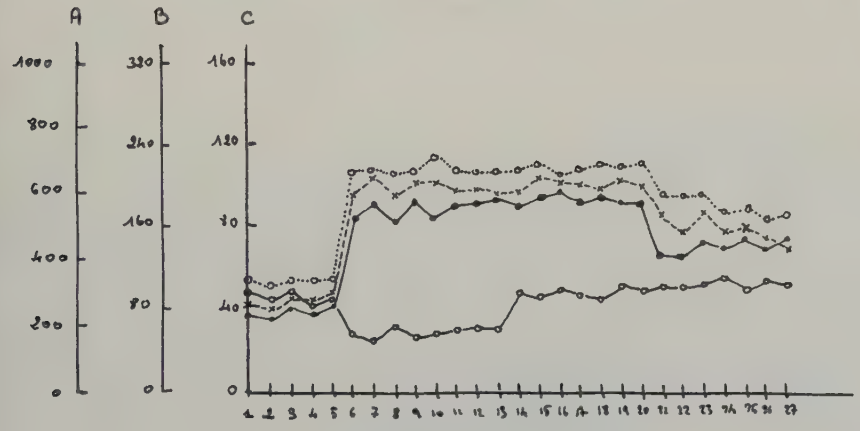
III.2.2.1. Les cellules principales.

III.2.2.1.1. Quantité.

HOGBEN et coll. (1974)(165) obtiennent les résultats présentés à la page 84.



(fig.35)- Lieux de prélèvement (estomac ouvert sur la grande courbure). (d'après RITCHIE et coll.(1966)(229))



A- épaisseur de la muqueuse en um

B- nombre de cellules principales

C- nombre de cellules bordantes et de cellules muqueuses du collet

····o····o····épaisseur

—o—o—o—cellules muqueuses du collet

—●—●—●—cellules bordantes

--x---x---x--cellules principales

(fig.36)- Distribution des différents types cellulaires et épaisseur de la muqueuse.
(d'après RITCHIE et coll. (1966)(229))

cellules principales		
g/kg de poids vif	% du poids de l'estomac	g/m^2 de surface corporelle
0,54 ± 0,22	8 ± 2	14

III.2.2.2. Les cellules bordantes.

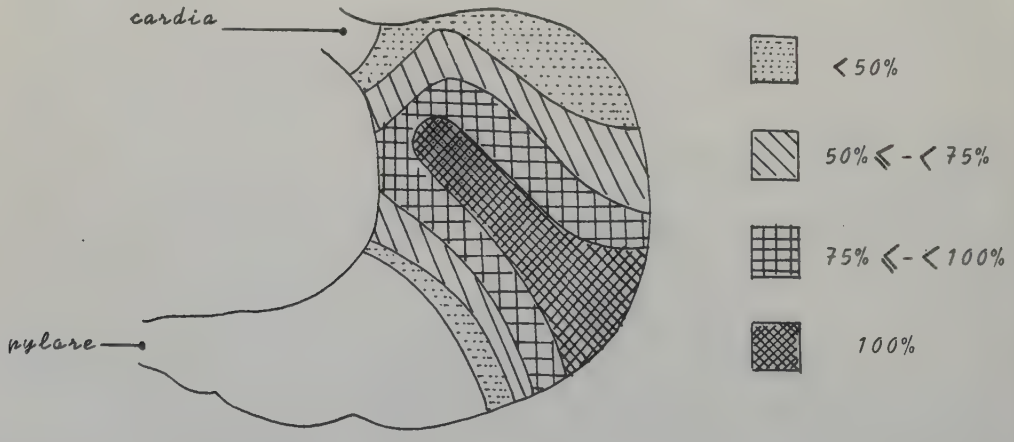
III.2.2.2.1. Quantité.

HOGBEN et coll. (1974)(165) donnent les résultats suivants:

cellules bordantes		
g/kg de poids vif	% du poids de l'estomac	g/m^2 de surface corporelle
0,7 ± 0,2	11 ± 1	14

III.2.2.2.2. Répartition.

OI et coll. (1958)(215) travaillant sur 10 chiens adultes procèdent au comptage des cellules bordantes de la muqueuse gastrique. Ils définissent 4 zones selon le pourcentage de cellules bordantes; (selon la même méthode que pour le chat). (fig.37)

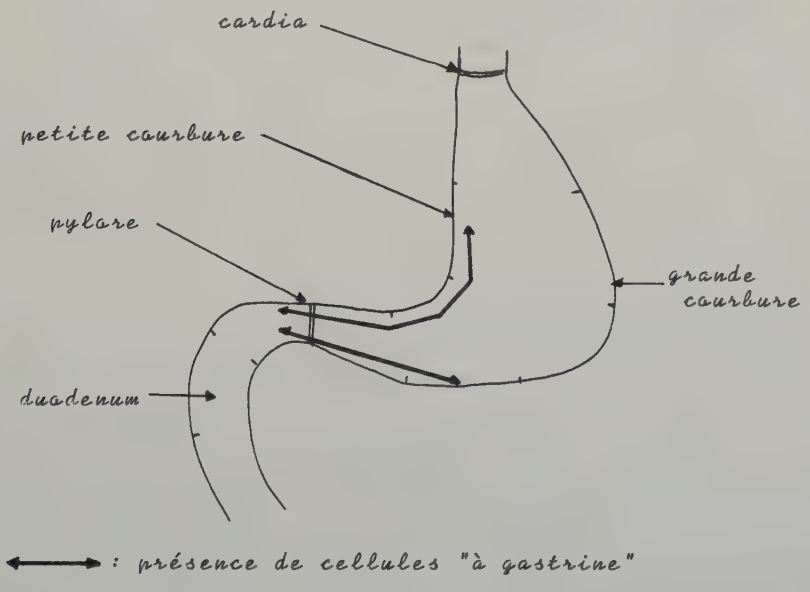


(fig.37)- Répartition des cellules bordantes chez le chien. (d'après OI et coll. (1958)(215))

La zone où les cellules bordantes sont les plus nombreuses se situe dans la région des glandes fundiques, et correspond à une bande qui s'étire entre une zone proche du cardia et de la petite courbure et une zone située sur la grande courbure, approximativement en son milieu; sur la grande courbure l'épaisseur de cette bande est plus importante.

III.2.2.3. Les cellules endocrines.

HANSKY et coll. (1972)(151) utilisant l'immunofluorescence, étudie la répartition des cellules endocrines sécrétant de la gastrine ("G cells") sur 4 chiens. Il remarque que ces cellules sont absentes de toute la partie fundique; elles ne se rencontrent que dans l'antre pylorique et leur nombre augmente quand on se rapproche du pylore. Leur présence est décelée jusqu'à la moitié de la petite courbure; elles sont également nombreuses dans les 2 à 3 premiers centimètres du duodenum. (fig.38)



(fig.38)- Distribution des cellules "à gastrine" chez le chien. (d'après HANSKY et coll. (1972)(151))

III.3. Le cobaye.

III.3.1. La muqueuse gastrique.

III.3.1.1. Poids de la muqueuse.

HOGBEN et coll. (1974)(165) travaillant sur 5 cobayes adultes donnent les résultats suivants:

poids corporel (en kg)	0,77 ± 0,4
poids de l'estomac (en g)	4,5 ± 0,2
fundus (% du poids de l'estomac)	79 ± 1
muqueuse (% de la paroi)	77 ± 1
muqueuse (% du poids de l'estomac)	61 ± 1
muqueuse (g/kg de poids vif)	3,5 ± 0,2
muqueuse (g/m^2 de surface corporelle)	32 ± 1

III.3.1.2. Epaisseur de la muqueuse.

OI et coll. (1958)(215) travaillant sur 10 cobayes remarquent que l'épaisseur de la muqueuse est maximale le long d'une ligne coupant transversalement l'estomac et passant par le centre du fundus. A partir de cette ligne, l'épaisseur décroit régulièrement en allant vers le sommet du fundus ou vers l'antre pylorique. D'autre part, elle décroit régulièrement depuis la petite courbure jusqu'à la grande courbure.

III.3.1.3. Taille des glandes.

Ces mêmes auteurs précisent que la taille des glandes varie comme l'épaisseur de la muqueuse.

III.3.1.4. Composition de la muqueuse.

les résultats que nous reproduisons page suivante sont donnés par HOGBEN et coll. (1974)(165).

	% du poids de la muqueuse
cellules bordantes	48% (46 - 57)
cellules principales	9% (5 - 12)
cellules muqueuses de surface	28% (23 - 35)
cellules muqueuses du collet	7% (4 - 8)
chorion	7% (5 - 9)

III.3.2. Les différents types cellulaires.

III.3.2.1. Les cellules principales.

III.3.2.1.1. Quantité.

HOGBEN et coll. (1974)(165) donnent les résultats suivants:

cellules principales		
g/kg de poids vif	% du poids de l'estomac	g/m^2 de surface corporelle
0,31 ± 0,09	5 ± 1	3

III.3.2.2. Les cellules bordantes.

III.3.2.2.1. Quantité.

HOGBEN et coll. (1974)(165) donnent les résultats suivants:

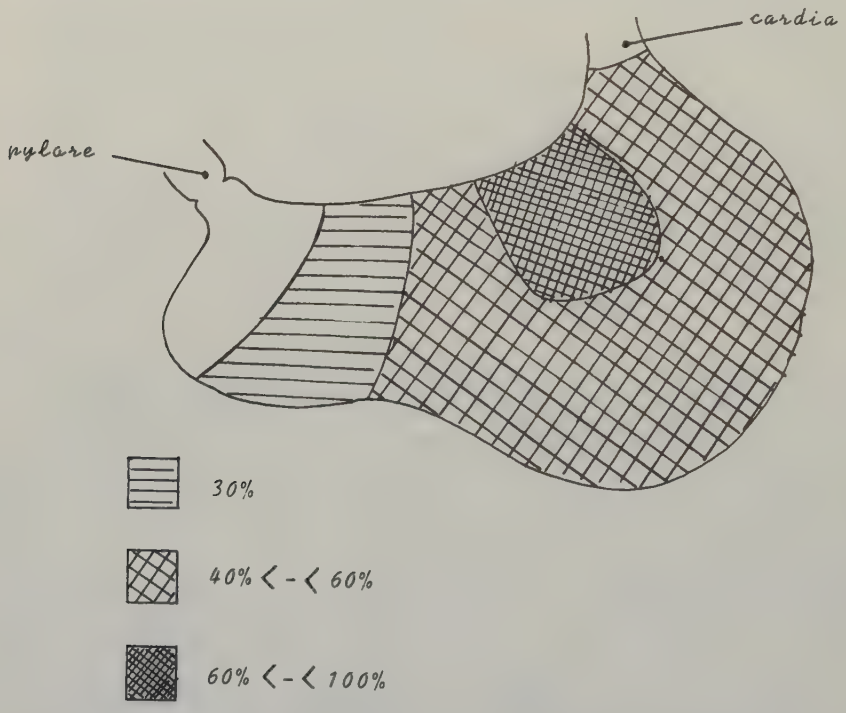
cellules bordantes		
g/kg de poids vif	% du poids de l'estomac	g/m^2 de surface corporelle
1,7 ± 1	29 ± 2	16

III.3.2.2.2. Répartition.

MIYAGAWA (1920)(203) travaillant sur un seul cobaye remarque la présence de cellules bordantes isolées, en petit nombre, dans la zone pylorique ainsi que dans les glandes de la zone cardiale. Elles sont très nombreuses et en groupe dans les glandes du fundus

et de la zone pré-pylorique, mais leur nombre est moindre au sommet du fundus.

OI et coll. (1958)(215) travaillant sur 10 cobayes procèdent au comptage des cellules bordantes et établissent une carte selon la même méthode que pour le chat et le chien (seule la surface du champ circulaire dans lequel sont comptées les cellules diffère: elle est dans ce cas de 0,132 mm^2). (fig.39)



(fig.37)- Répartition des cellules bordantes chez le cobaye. (d'après OI et coll. (1958)(215))

Le nombre des cellules bordantes varie de la même façon que l'épaisseur de la muqueuse ainsi que la longueur des glandes, dont nous avons déjà parlé. La zone qui contient le maximum de cellules bordantes correspond donc à un rectangle dont un des petits côtés est situé sur la petite courbure et qui s'étend sur une ligne transversale passant par le milieu du fundus.

III.3.2.3. Les cellules argentaffines.

DAWSON (1945)(123) remarque que dans l'estomac du cobaye, les cellules argentaffines sont peu nombreuses au niveau du cardia et du pylore et que leur nombre augmente régulièrement à partir de ces deux régions quand on se dirige vers le fundus. Elles sont de forme ronde, quelque soit leur localisation.

III.4. Le hamster.

III.4.1. Répartition des cellules argentaffines.

DAWSON (1945)(123) remarque que la muqueuse stomacale du hamster est relativement pauvre en cellules argentaffines (par rapport à celle de la souris, du rat ou même du cobaye). Leur densité maximale se situe au niveau du fundus et elles sont absentes du pré-estomac.

III.5. Le lapin.

III.5.1. La muqueuse gastrique.

III.5.1.1. Epaisseur de la muqueuse.

OI et coll. (1958)(215) remarquent que la muqueuse gastrique du lapin à une épaisseur maximale au milieu du fundus; elle est légèrement moins épaisse au sommet du fundus et elle est la plus fine dans la zone de jonction avec l'antre pylorique.

MORE (1969)(210) qui procède lui aussi à des micromensurations sur la paroi gastrique du lapin retient seulement de ses résultats le fait que dans la zone fundique, l'épaisseur de la muqueuse est à peu près le double de celle de la musculeuse,contrairement à ce qui est admis pour les autres espèces. Il cite à titre de comparaison les exemples suivants:

- chien: muqueuse 1/3, musculeuse 2/3 (KRÖLLING et GRAU (1960))
- chat: muqueuse inférieur à musculeuse (" " ")
- ruminants: muqueuse inférieur à musculeuse (" " ")
- homme: muqueuse = musculeuse (DI FIORE (1967))

Il remarque qu'au niveau de l'antre pylorique la musculeuse augmente brusquement d'épaisseur.

III.5.1.2. Taille des glandes.

La taille des glandes varie comme l'épaisseur de la muqueuse (OI et coll. (1958)(215))

III.5.2. Les différents types cellulaires.

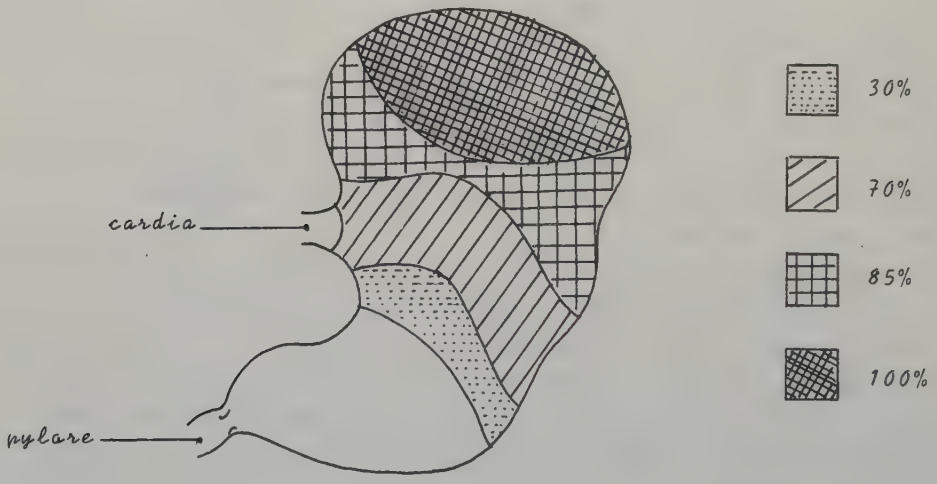
III.5.2.1. Répartition des cellules bordantes.

MIYAGAWA (1920)(203) remarque quelques rares cellules bordantes isolées dans les régions pylorique et cardiale; la plus grande partie des cellules bordantes se trouve dans la région fundique et dans la zone pré-pylorique.

CHOWDHURY (1961)(114) prétend que la zone cardiale contient la plus forte densité de cellules bordantes.

MORE (1969)(210) remarque que la zone cardiale contient des cellules bordantes en quantité moindre que la région fundique mais ce n'est qu'au niveau de la petite courbure qu'il remarque que ces cellules deviennent éparses à mesure que l'on s'éloigne de l'oesophage.

OI et coll. (1958)(215) travaillant sur 7 lapins adultes procèdent au comptage des cellules bordantes et établissent une carte des pourcentages de cellules toujours selon la même méthode. (fig. 40)



(fig.40)- Répartition des cellules bordantes chez le lapin. (d'après OI et coll. (1958)(215))

Ils remarquent que contrairement à ce qui est observé chez le chat et le chien, la densité maximale de cellules bordantes se situe au niveau du sommet du fundus; puis la densité diminue progressivement en allant vers l'antre pylorique. Pour chaque zone considérée, le nombre de cellules bordantes est en général légèrement supérieur du côté de la grande courbure.

III.5.2.2. Répartition des cellules argentaffines.

DAWSON (1945)(123) remarque que les cellules argentaffines de l'estomac du lapin sont plus nombreuses en région cardiale et de forme ronde; au niveau du fundus elles sont un peu moins nombreuses et de forme plus irrégulière; leur nombre diminue graduellement en allant vers le pylore.

III.6. Le rat.

III.6.1. La muqueuse gastrique.

III.6.1.1. Poids de la muqueuse.

Mc CABE et coll. (1969)(194) travaillant sur 5 rats obtiennent les résultats suivants:

poids corporel (en kg)	0,35 ± 0,4
poids de l'estomac (en g)	1,5 ± 0,1
fundus (% du poids de l'estomac)	58 ± 2
muqueuse (% de la paroi)	69 ± 1
muqueuse (% du poids de l'estomac)	40 ± 1
muqueuse (g/kg de poids vif)	1,8 ± 0,1
muqueuse (g/m^2 de surface corporelle)	0,12 ± 0,04

III.6.1.2. Epaisseur de la muqueuse.

OI et coll. (1958)(215) remarquent que l'épaisseur de la muqueuse augmente généralement le long de la grande courbure, vers le fundus alors qu'elle diminue en allant vers l'antre pylorique.

III.6.1.3. Taille des glandes.

Ces mêmes auteurs précisent que la taille des glandes varie comme l'épaisseur de la muqueuse; c'est à dire que les glandes du fundus sont assez longues et celles de l'antre pylorique plutôt courtes.

III.6.1.4. Composition de la muqueuse.

Mc CABE et coll. (1969)(194) donnent les résultats suivants:

	% du poids de la muqueuse
cellules bordantes	40% (36 - 43)
cellules principales	18% (9 - 26)
cellules muqueuses de surface	22% (17 - 30)
cellules muqueuses du collet	9% (7 - 30)
chorion	7% (5 - 8)

III.6.2. Les différents types cellulaires.

III.6.2.1. Les cellules principales.

III.6.2.1.1. Quantité.

Mc CADE et coll. (1969)(194) donnent les résultats suivants:

cellules principales		
g/kg de poids vif	% du poids de l'estomac	g/m^2 de surface corporelle
0,31 ± 0,05	7 ± 2	2

III.6.2.2. Les cellules bordantes.

III.6.2.2.1. Quantité.

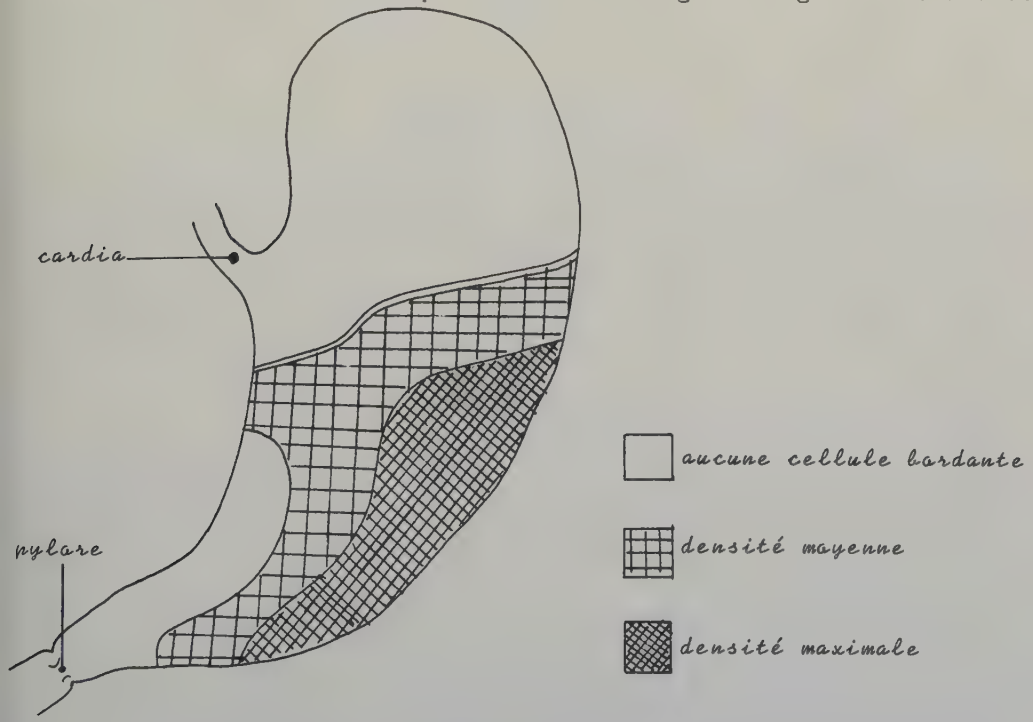
Mc CABE et coll. (1969)(194) donnent les résultats suivants:

cellules bordantes		
g/kg de poids vif	% du poids de l'estomac	g/m^2 de surface corporelle
0,7 ± 0,1	16 ± 2	5

III.6.2.2.2. Répartition.

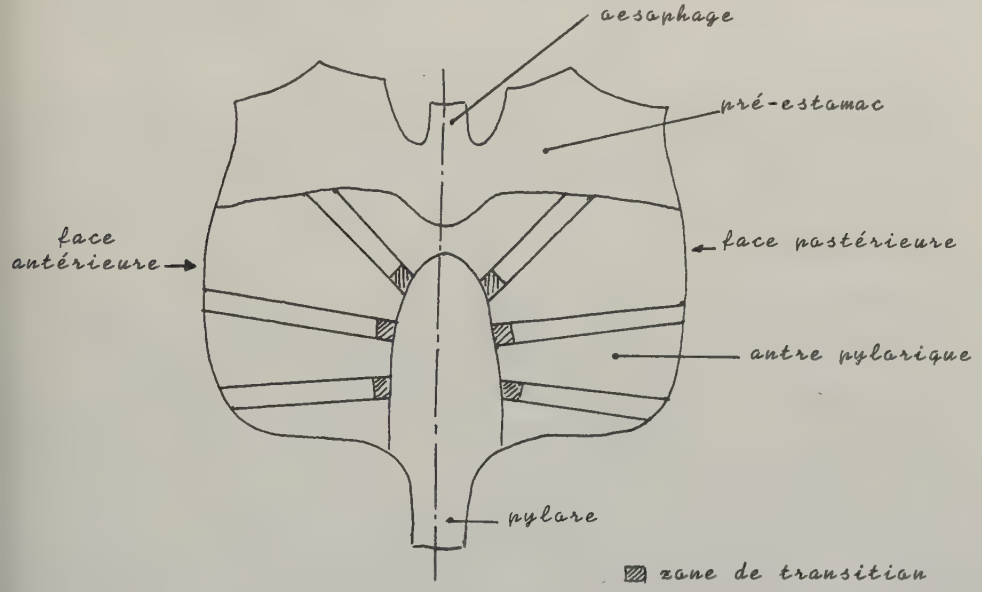
OI et coll. (1958)(215) travaillant sur 10 rats procèdent au comptage des cellules bordantes et établissent une carte des pourcentages des cellules bordantes, selon la même méthode que pour les autres espèces déjà évoquées. (fig.41)

Les cellules bordantes sont réparties dans la région du fundus et leur distribution est plus dense le long de la grande courbure.

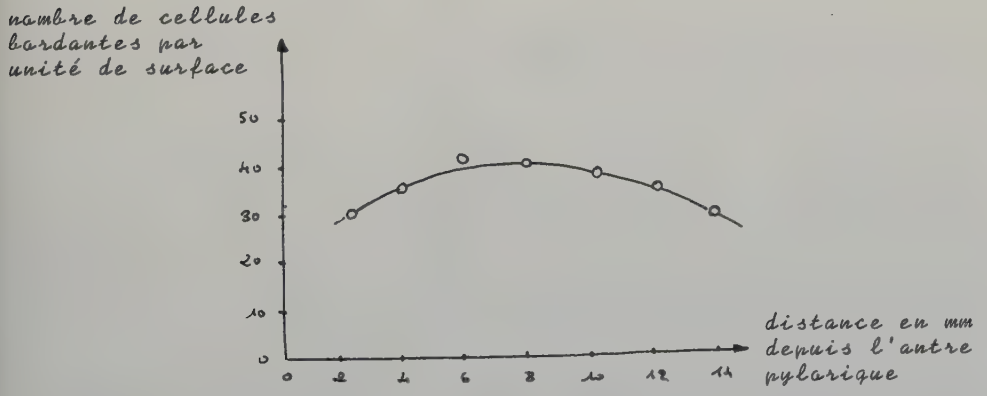


(fig.41)- Répartition des cellules bordantes chez le rat.
(d'après OI et coll. (1958)(215))

BRALOW et KOMAROV (1962)(100) obtiennent des résultats différents et trouvent que la densité maximale de cellules bordantes se situe à 8 mm de la zone de transition fundus-antre pylorique; le nombre des cellules bordantes augmente progressivemnt depuis la zone de transition jusqu'à cette bande et diminue ensuite en allant vers la grande courbure ou le pré-estomac. (fig.42)et (fig.43)



(fig.42)- Lieux de prélèvements des six bandes de comptage. (d'après BRALOW et KOMAROV (1962)(100))



(fig.43)- Relation entre le nombre moyen de cellules bordantes par unité de surface et la distance depuis l'antre pylorique. (d'après BRALOW et KOMAROV (1962)(100))

III.6.2.3. Les cellules muqueuses.

III.6.2.3.1. Quantité.

Mc CABE et coll. (1969)(194) donnent les résultats suivants:

	g/kg de poids vif	% du poids de l'estomac
cellules muqueuses de surface	0,4 (0,3-0,7)	9 (6 - 13)
cellules muqueuses du collet	0,2 (0,1-0,3)	4 (2 - 6)

III.7. La souris.

DAWSON (1945)(123) remarque la présence de cellules argentaffines au niveau du cardia, du fundus et de l'antre pylorique; le plus grand nombre d'entre elles se situant en région fundique.

-o-o-o-

B/ L'INTESTIN

Après un rappel sur la structure de l'intestin, au cours duquel nous étudierons les différents types cellulaires constituant sa muqueuse, nous envisagerons les principales caractéristiques des deux grandes parties de l'intestin puis les différents segments de l'intestin grêle et du gros intestin.

Comme pour l'estomac, nous mènerons cette étude toutes espèces confondues, en précisant chaque fois que ce sera possible les particularités propres à telle ou telle espèce.

I. RAPPELS SUR LA STRUCTURE DE L'INTESTIN.

L'intestin est la partie du tube digestif comprise entre l'estomac et le canal anal; il se divise en deux parties principales: l'intestin grêle comprenant le duodenum, le jejunum et l'ileon, et le gros intestin formé par le caecum, le colon et le rectum.

Sa paroi est formée, comme celle de tout le tube digestif, par cinq tuniques emboitées.

I.1. La tunique muqueuse.

Elle est formée par un épithélium de revêtement qui se soulève pour former avec la participation du chorion les villosités, et qui s'invagine dans le chorion sous-jacent pour former les glandes intestinales ou glandes de Lieberkühn.

I.1.1. L'épithélium.

C'est un épithélium prismatique simple, reposant sur une membrane basale et comprenant quatre types cellulaires: les "entérocytes à plateau strié", les cellules caliciformes, les cellules argentaffines et les cellules de Paneth. La répartition et les proportions de ces différents types cellulaires varient selon qu'il s'agit de l'épithélium de surface ou de l'épithélium glandulaire et selon les segments anatomiques (POIRIER et CHEVREAU (1975)(224)).

I.1.1.1. Les entérocytes à "plateau strié".

I.1.1.1.1. Historique.

Les premières observations concernant la structure la plus caractéristique des entérocytes: le "plateau strié" sont dues à HENLE (1837)(161) qui, travaillant sur l'intestin grêle du lapin, décrivit une "fine couche sans structure, séparant les cellules de la lumière intestinale". BRÜCKE (1854)(103) nie la présence de cette zone bordante et explique le phénomène observé par la présence de mucus; de nombreux auteurs se ralient à cette thèse. Cette théorie est combattue par FUNKE (1856)(140) et par KÖLLIKER (1856)(176) qui, séparément, confirment les observations de HENLE (1837)(161) en notant la présence d'une structure striée dans cette zone; ils envisagent que cette structure pourraient être due à la présence de nombreux pores. VON WITTICH (1857)(251) présente cette

striation comme une modification post-mortem. En 1857, BRETTAVER et STEINNACH (101) travaillant sur le chien, l'homme, le lapin et le cobaye, affirment pour la première fois que cette structure striée est formée par un système de petites expansions en forme de baguette; de nombreux auteurs se ralient à cette théorie. KYRKLUND (1886)(182) ainsi que HEIDENHAIN (1888)(155) considèrent que ces expansions en forme de baguette sont des projections du protoplasme. Les premières études en microscopie électronique sont dues à GRANGER et BAKER (1949)(144) et (1950)(145); ils montrent en travaillant sur le rat, que le "plateau strié" est formé de projections cytoplasmiques cylindriques à extrémité arrondie.

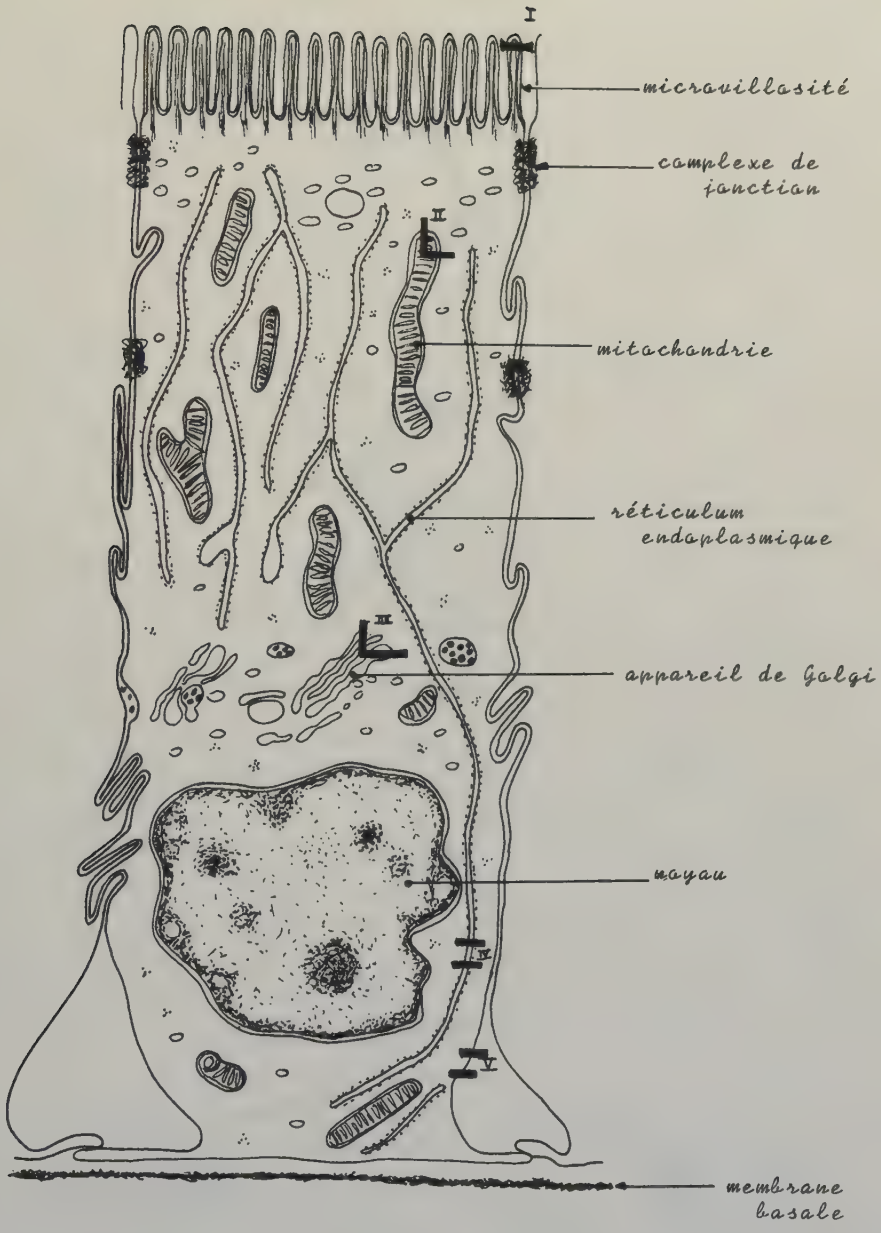
I.1.1.1.2. Description.

Les entérocytes à "plateau strié" sont des cellules prismatiques hautes, rendues jointives à leur pôle apical par des systèmes de jonction (zonula adherens, zonula occludens et desmosomes); leur noyau est ovoïde et situé au tiers inférieur de la cellule (POIRIER et CHEVREAU (1975)(224))ou en partie moyenne.
Les mitochondries se répartissent en deux groupes, l'un sous-apical l'autre basal; l'appareil de Golgi se trouve en position supranucléaire; au pôle apical on note la présence de microvillosités régulièrement parallèles, constituant le "plateau strié" (POIRIER et CHEVREAU (1975)(224)).

I.1.1.1.3. Description en microscopie électronique.

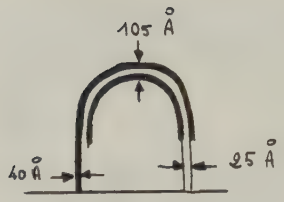
D'après ZETTERQUIST (1956)(257) travaillant sur le jejunum de la souris. (fig.44) et (fig.45)

Le "plateau strié" est composé de projections cytoplasmiques en forme de doigts, d'environ 1 µm de long et 0,1 µm de diamètre; ces structures sont disposées parallèlement, très serrées les unes contre les autres; elles sont au nombre de 600 à 700 par cellule ce qui correspond environ à 50 000 000 par mm^2 de surface intestinale. Dans ces projections on remarque des strucutres fibrillaires de très faible dimension qui s'enfoncent dans le cytoplasme apical de la cellule sur environ 0,5 µm. Ces projections cytoplasmiques sont entourées par une membrane cytoplasmique formée par deux couches opaques de 40 Å d'épaisseur, entourant une couche

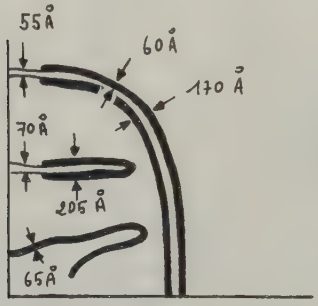


(fig.44)- Structure schématique d'un entéracyte à "plateau strié".

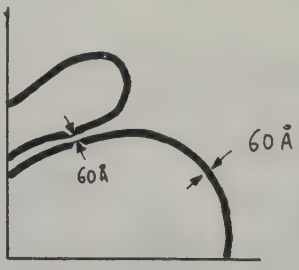
(d'après ZETTERQUIST (1956)(257))



I/ microvillosité

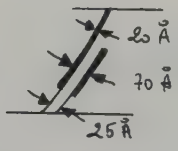


II/ mitochondrie



III/ appareil de Golgi

IV/ réticulum endoplasmique



V/ membrane cytoplasmique

(fig.45)- dimensions des membranes à différents niveaux de l'entéracyte (niveaux indiqués sur la figure 44)

(d'après ZETTERQUIST (1956)(257))

claire de 25 Å d'épaisseur; on ne remarque ni pores ni discontinuité dans cette membrane.

Le long des faces de jonction entre deux cellules, les membranes cytoplasmiques de chaque cellule apparaissent comme deux couches foncées de 70 Å d'épaisseur, séparées par une bande claire de 100 Å de large. Proche de la surface libre de la cellule, on remarque près de la membrane une zone de 0,1 µm de long qui se distingue du cytoplasme environnant par sa forte densité électronique; cette zone dense correspond à la "barre terminale" observée en microcopie optique; on remarque quelques autres structures similaires tout le long de la membrane latérale.

Il existe souvent un espace entre les bases de deux cellules adjacentes; à ce niveau les membranes cytoplasmiques de chaque cellule ne montrent plus une couche dense de 70 Å d'épaisseur (comme c'était le cas pour les parois latérales), mais une structure à trois couches: deux couches denses entourant une couche moins dense.

La membrane basale est constituée par une couche d'environ 270 Å d'épaisseur, de densité électronique relativement faible; elle est séparée de la base de la cellule par un espace qui, en règle générale, est légèrement plus étroit que la membrane basale.

Les mitochondries, en forme de baguettes observées en région supra-nucléaire, sont généralement orientées selon le grand axe de la cellule; celles qui sont situées sous le noyau sont orientées plus irrégulièrement. Elles sont limitées par une double membrane (deux couches denses entourant une couche plus claire) de 170 Å d'épaisseur et possèdent des membranes internes, également doubles, d'environ 210 Å d'épaisseur et orientées perpendiculairement au grand axe. Le contact entre les membranes internes et la membrane externe se fait en général au niveau de leur couches denses; il est assez rare d'observer une continuité entre la couche centrale claire de la membrane externe et celle d'une membrane interne. De façon irrégulière on observe entre les membranes internes, des corps ronds, opaques, de 200 à 600 Å de diamètre. La substance fondamentale des mitochondries a une densité électronique supérieure à celle du cytoplasme environnant.

L'appareil de Golgi, qui se trouve au pole supérieur du noyau, est composé d'un ensemble de vacuoles et de membranes, emplies

d'une substance homogène. Ces membranes d'une épaisseur de 60 Å sont disposées par paires et se fusionnent à leur extrémité; on ne remarque pas d'anastomose entre les différentes paires. Les petites vacuoles rencontrées à proximité des membranes sont souvent allongées tandis que les autres sont plus rondes; le diamètre de ces vacuoles est de 200 à 400 Å.

Dans le cytoplasme, outre les mitochondries et l'appareil de Golgi, on remarque quatre autres composants: la substance fondamentale, le réticulum endoplasmique, les granules libres et des vésicules.

La substance fondamentale apparait sans structure, même à une résolution supérieure à 30 Å.

Le réticulum endoplasmique est formé par des membranes de 50 Å d'épaisseur, arrangées par paires et délimitant un espace de 300 Å de large; ces membranes sont orientées selon le grand axe de la cellule.

On remarque des granules de forme irrégulière, d'un diamètre de 150 Å, fixés à ces membranes du côté opposé à l'espace limité par deux membranes; des granules de même nature sont observés à l'état libre dans le cytoplasme; ils sont généralement disposés en petits groupes.

Le quatrième composant est formé par des vésicules de 300 Å à 1000 Å de diamètre, limitées par une membrane de 50 Å d'épaisseur.

Le noyau, situé dans la moitié inférieure de la cellule est entouré par deux membranes denses de 50 Å d'épaisseur séparées par une zone de moindre densité électronique d'une épaisseur de 100 à 300 Å. On observe de nombreux pores au niveau desquels les membranes interne et externe semblent fusionner; de chaque côté de ces discontinuités de la membrane nucléaire on observe une zone de densité électronique accrue d'environ 200 Å d'épaisseur. La chromatine, constituée de granules irréguliers de 170 Å de diamètre est irrégulièrement répartie à l'intérieur du noyau, avec une certaine accumulation à la périphérie; des zones de moindre densité sont souvent visibles dans cette région périphérique dense. Le nucléole est fait de granules similaires à ceux des autres parties du noyau mais arrangés en files formant un réseau irrégulier.

On remarque également une structure non encore décrite dans

les études en microscopie électronique, située dans la zone comprise entre le plateau strié et le noyau; ces structures ont une taille variant de 0,25 µm à 4 µm; elles sont entourées par une double membrane et contiennent une substance fondamentale comparable à celle des mitochondries. On remarque à l'intérieur de cette substance, des granules opaques, d'un diamètre de 60 Å, répartis irrégulièrement ou arrangés en groupes ou en files. On remarque quelques connexions entre la membrane et les files de granules. Ces structures contiennent également des zones "vides" de forme irrégulière et de taille variable.

I.1.1.2. Les cellules caliciformes.

Les premières observations concernant les cellules muqueuses caliciformes de l'intestin sont dues à HENLE (1837)(161). Depuis, de nombreuses études tant en microscopie optique (SCHULZE (1867)(234), HEIDENHAIN (1888)(155)) qu'en microscopie électronique (TAYLOR (1959)(243), HAMPTON (1960)(150), HOLLEMAN et HAGUENAU (1961)(166), BIERRING (1962)(94), FREEMANN (1966)(137)...) ont permis de mieux connaitre leur structure.

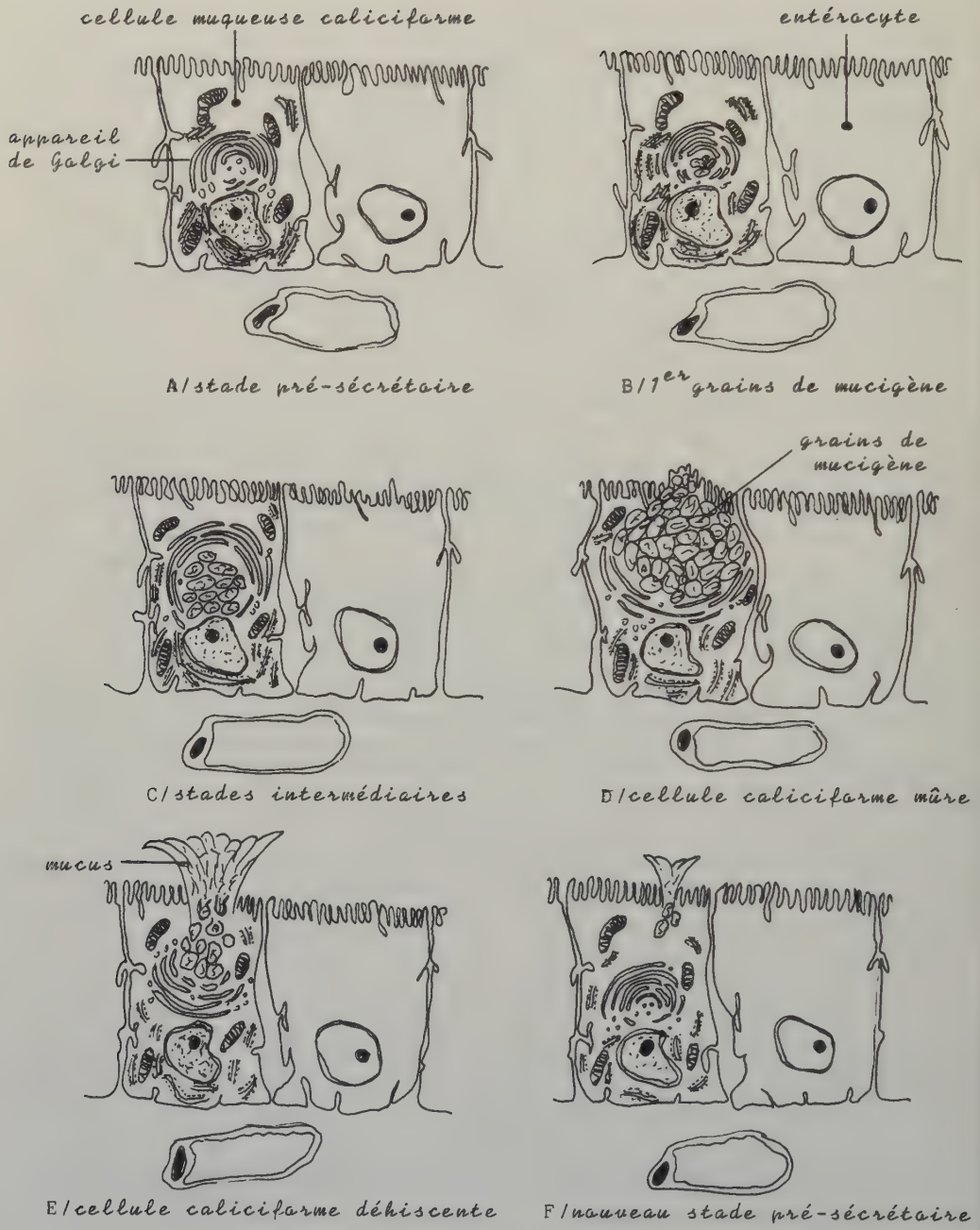
I.1.1.2.1. Description en microscopie électronique.

D'après FREEMANN (1966)(137) travaillant sur le rat, le cobaye et l'homme.

L'aspect des cellules caliciformes est très différent selon leur stade d'évolution. Elles ne présentent leur forme typique "en calice" qu'au dernier stade, juste avant la sortie du mucus. FREEMANN (1966)(137) décrit six stades principaux:

- le stade indifférencié,
- le stade présécrétoire,
- le stade des premiers grains de mucigènes,
- différents stades intermédiaires,
- la cellule caliciforme mûre,
- la cellule caliciforme déhissante;

Etudions successivement ces différents stades évolutifs. (fig.46)



(fig.46)- Différents stades de l'évolution d'une cellule caliciforme. (d'après FREEMANN (1966)(137))

- Le stade indifférencié.

A ce stade la cellule caliciforme présente toutes les caractéristiques de l'entérocyte à "plateau strié". On la reconnait seulement à son appareil de Golgi de taille nettement supérieure. FREEMANN (1966)(137) note également que les mitochondries sont rondes ou ovales (de 0,3 à 1 µm de large) et réparties dans le cytoplasme sans orientation particulière (ce qui diffère de la forme en baguette et de la disposition observée par ZETTERQUIST (1956)(257) dans les entérocytes à "plateau strié").

BIERRING (1962)(94), travaillant sur le rat et l'homme, précise que les mitochondries sont réparties principalement à la base de la cellule; quelques unes sont situées au pôle apical et très occasionnellement on en rencontre entre le noyau et l'appareil de Golgi. Il remarque également qu'elles sont courtes, rondes ou ovales. Il note que les faces latérales de ces cellules caliciformes présentent des interdigitations cytoplasmiques qui sont moins complexes que celles existant entre deux entérocytes à "plateau strié"; ces interdigitations iront en diminuant à mesure que la cellule évoluera et les parois de la cellule mûre seront lisses. Il note également la présence des complexes de jonction typiques.

TAYLORD (1959)(243) étudiant les cellules caliciformes du duodenum du rat, précise qu'à ce stade indifférencié ou "inactif", les cellules caliciformes diffèrent des entérocytes à "plateau strié" par leur cytoplasme qui est plus dense, et contient un appareil de Golgi plus développé ainsi que des granules en plus grande quantité. Il remarque également que dès ce stade indifférencié, les cellules caliciformes ne possèdent ni complexes de jonction ni interdigitations cytoplasmiques le long de la paroi latérale (à l'inverse de ce que remarquait BIERRING (1962)(94))

- Le stade pré-sécrétoire.

A ce stade, on observe une importante prolifération des membranes formant l'appareil de Golgi qui peut atteindre 25% de la cellule.Ces membranes sont situées en position supra-nucléaire et orientées selon le grand axe de la cellule. Le réticulum endoplasmique s'accroit également et forme un réseau important entre le noyau et l'appareil de Golgi; dans cette zone on remarque également une

grande quantité de ribosomes libres. FREEMANN (1966)(137) remarque que les "canaux" de ce réseau sont beaucoup plus dilatés chez le cobaye que chez le rat et chez l'homme. Le réticulum endoplasmique se développe de façon concentrique autour du noyau et s'étend jusqu'au pôle apical de la cellule.On note une grande concentration de ribosomes libres au pôle basal de la cellule.

- Le stade des premiers grains de mucigène.

Les premiers grains de mucigène sont observés à la périphérie des vacuoles et des vésicules de l'appareil de Golgi; ils ne présentent pas tous de membrane bien définie; ces premiers grains ont une densité électronique assez importante, celle-ci ne fera que diminuer par la suite. Ils ont d'autre part une structure granuleuse, ceci est très net pour les cellules caliciformes du cobaye, un peu moins pour celles du rat et de l'homme.

- Stades intermédiaires.

Pendant ces stades successifs, la taille des grains de mucigène augmente tandis que leur densité électronique diminue. Chez le rat et l'homme la plupart des grains fusionnent et perdent leur membrane; l'aspect granuleux de leur contenu devient plus nettement visible, bienque certains granules montrent un contenu homogène. Occasionnellement on rencontre dans certains granules des structures fibrillaires d'un diamètre inférieur à 75 Å.

- La cellule caliciforme mûre.

Cette cellule présente la forme caractéristique "en calice". Le pôle basal, étroit, apparait très dense du fait de l'accumulation et de la compression autour du noyau des mitochondries, du réticulum endoplasmique et des ribosomes libres. Le pôle apical est occupé par la masse des grains de mucigènes plus ou moins fusionnés.A la surface libre de la cellule on retrouve toujours les microvillosités de 1 um de long sur 0,08 µm de diamètre, espacées de 0,02 µm. Ces microvillosités sont nettement plus denses que celles des entérocytes voisins (ce phénomène serait du à la compression du cytoplasme).

- La cellule caliciforme déhiscente.

Au dernier stade, lorsque la masse du mucus distend la membrane cytoplasmique, les microvillosités s'applatissent jusqu'à devenir invisibles en un point de la surface où la membrane cytoplasmique se rompt. La masse de mucus se décharge dans la lumière intestinale; on peut identifier dans le mucus évacué des mitochondries, des ribosomes libres et des portions de cytoplasme.

I.1.1.3. Les cellules argentaffines.

Ce sont les cellules endocrines du tube digestif; on les trouve de façon isolée, dispersées en assez petit nombre tout au long de l'intestin. Elles sont surtout fréquentes au fond des cryptes glandulaires et au niveau de l'intestin grèle et de l'appendice caecal. Elles présentent les caractéristiques de toutes les cellules endocrines du tube digestif avec en particulier un pôle basal renflé et un pôle apical éfilé s'insinuant entre les entérocytes jusqu'à la lumière intestinale. Nous les avons déjà décrites dans le chapitre consacré à l'estomac.

I.1.1.4. Les cellules de Paneth.

I.1.1.4.1. Historique.

Les premières descriptions des cellules de Paneth sont dues à SCHWALBE (1872)(235), puis de façon plus complète à PANETH (1888)(218). Leur principale caractéristique est la présence de grosses granulations dans le cytoplasme apical (PANETH (1888)(218)). Ces granulations sont solubles dans l'éther, l'alcool et les acides dilués (KLEIN (1906)(175)). Elles contiennent des acides aminés ou des protéïnes (HINTZSCHE et ANDEREGG (1938)(164)). Ces cellules semblent être en relation avec la digestion; KLEIN (1906)(175) a montré qu'après un repas, les cellules de Paneth de la souris déversent leurs granules dans la lumière des glandes de Lieberkühn. MOLS (1930)(209) précise ces observations en montrant que la réponse des cellules de Paneth est plus importante après un repas protéïque qu'après un repas lipidique, alors que l'ingestion de glucides n'est suivi d'aucune réponse.

CORDIER (1923)(116) remarque que les cellules de Paneth évacuent leurs granules après une injection de pilocarpine.

MOLS (1930)(209) étudiant la formation des granules des cellules de Paneth conclut que ce sont les mitochondries du pôle apical de la cellule qui se divisent et se transforment en granules.

I.1.1.4.2. Localisation.

Les cellules de Paneth sont situées au fond des glandes de Lieberkühn du jejunum et de l'iléon et plus rarement dans celles du duodenum et même dans le colon et le caecum.

Elles ne sont pas présentes chez toutes les espèces; WHEELER et WHEELER (1964)(255) effectuant des recherches systématiques sur l'intestin de 50 espèces différentes représentant toutes les classes de vertébrés trouvent des cellules de Paneth chez l'homme, chez plusieurs singes (rhésus, singe vert, babouin), chez différentes races de lapin (lapin de laboratoire, lapin nain), chez le rat et chez la souris; par contre il n'en trouvent pas chez le chien ni chez le chat.

CREAMER (1967)(120) signale la présence de cellules de Paneth chez le cobaye et remarque leur absence chez le porc. Il note que leur présence est indépendante des régimes alimentaires mais qu'elle est à relier à la nature des glandes de Lieberkühn; les cellules de Paneth sont présentes chez les animaux possédant des glandes de Lieberkühn courtes à activité mitotique concentrée. En effet, chez l'homme, le rat et la souris, trois espèces possédant des cellules de Paneth, les glandes de Lieberkühn sont courtes et ne contiennent que 25% de la masse cellulaire épithéliale totale; alors que chez le chat, le chien, le porc (espèces ne possédant pas de cellules de Paneth) les glandes de Lieberkühn sont longues et contiennent 65% de la masse cellulaire épithéliale totale; le nombre des figures de mitose observé dans toutes ces espèces étant sensiblement le même, ces figures sont concentrées chez les espèces à glandes courtes alors qu'elles sont dispersées chez les espèces à glandes longues.

I.1.1.4.3. Description.

Les cellules de Paneth ont une forme en tronc de cône avec un

noyau arrondi situé à l'union du tiers moyen et du tiers inférieur de la cellule; leur principale caractéristique est la présence de granulations cytoplasmiques rondes, très réfringeantes, colorées en rose vif par l'hématéine-éosine et P.A.S. positives (POIRIER et CHEVREAU (1975)(224)).

I.1.1.4.4. Description en microscopie électronique.

D'après HALLY (1958)(148) travaillant sur la souris.

La membrane cytoplasmique des cellules de Paneth présente une structure typique: deux couches denses entourant une zone plus claire. Deux cellules voisines sont séparées par un étroit espace intercellulaire; près du pôle apical on remarque un ou plusieur complexes de jonction; à la hauteur du noyau, la membrane cytoplasmique quelques courtes invaginations; les cellules reposent sur une membrane basale épaisse, dense et régulière.

BEHNKE et MOE (1964)(89) précisent que la membrane cytoplasmique de la base de la cellule est d'ordinaire lisse, mais à certains endroits on remarque des projections cytoplasmiques ayant une structure identique à celle des microvillosités du pôle apical, qui pénètrent à travers la membrane basale.

La surface libre apicale de la cellule de Paneth présente des microvillosités réparties de façon assez irrégulière, mesurant environ 0,4 µm de long sur 0,1 µm de diamètre; elles sont de taille moindre, voire absentes, dans les cellules contenant une grande quantité de granules au pôle apical; ces microvillosités contiennent des structures fibrillaires longitudinales; leur structure est comparable à celle décrite en détail par ZETTERQUIST (1956) (257) pour les entérocytes à "plateau strié", bienque plus courtes et généralement disposées moins régulièrement.

Le noyau possède un contour irrégulier, avec des invaginations de la membrane nucléaire qui présente une structure classique: deux couches denses entourant une zone claire; de nombreux ribosomes sont attachés à la membrane externe, la faisant ressembler à une membrane du réticulum endoplasmique; on remarque de nombreux pores.

BEHNKE et MOE (1964)(89) travaillant sur le rat, précisent que le noyau est rond ou ovale et localisé dans la partie basale de la cellule mais ils ne retrouvent pas d'invaginations de la membrane

nucléaire; ils précisent que le noyau contient un ou plusieurs gros nucléoles; ils remarquent également la présence dans le nucléole de corps sphériques présentant une zone externe de densité électronique assez élevée entourant un "coeur" dont la nature est indiscernable du matériel nucléaire environnant; ces corps semblent bien être des structures indépendantes et pas seulement des "parties" du gros nucléole.

Le réticulum endoplasmique remplit la majeure partie des deux tiers inférieurs de la cellule; il est constitué par des membranes associées deux par deux, disposées de façon concentrique au noyau; les plus basales sont parallèles à la base de la cellule et remontent sur les côtés jusqu'au tiers supérieur, les plus internes entourent le noyau; chaque paire de membranes présente des surfaces internes lisses délimitant une couche claire et des faces externes sur lesquelles sont fixés de nombreuses particules denses.

L'appareil de Golgi occupe une position supra-nucléaire; il est formé par plusieurs paires de membranes lisses (3 à 5 selon BEHNKE et MOE (1964)(89)), unies deux à deux à leur extrémité pour former un sac applati; il n'y a pas de communication entre ces "sacs", les extrémités peuvent se dilater pour former des vacuoles; de petites vésicules golgiennes de 450 Å à 500 Å de diamètre entourent les vacuoles et les membranes; on remarque également des vésicules plus petites, d'un diamètre de 100 Å; comparé à celui des entérocytes voisins, l'appareil de Golgi des cellules de Paneth est moins tassé, plus grand et possède moins de vacuoles et plus de vésicules.

Les composants les plus caractéristiques de la cellule de Paneth sont les granules de sécrétion, qui sont localisés dans le tiers apical de la cellule; ce sont des corps denses sphériques, de 0,75 à 1,5 µm de diamètre, reposant dans une vacuole de 1 à 2 µm de diamètre. Outre ces gros granules occupant le pôle apical de la cellule, on observe dans la région de l'appareil de Golgi, trois autres types de granules plus petits et de forme moins régulière:

- le premier type, en contact étroit avec les membranes golgiennes, est constitué par de petites vacuoles entourées d'une membrane simple, de la taille des vésicules golgiennes, et contenant en un point de leur circonférence une grappe de petites vésicules.

- le deuxième type est semblable au précédent en ceci qu'il est entouré par une membrane simple, qui peut partiellement faire défaut, mais il contient en plus de la grappe de vésicules, un peu de cette substance finement granuleuse qui est caractéristique des granules sécrétoires.

- le troisième type de petits granules sécrétoires rencontrés dans la région de l'appareil de Golgi possède des petites vésicules enfouies dans une substance finement granuleuse; leur membrane peut être interrompue par endroits, mettant alors en communication leur contenu avec la substance fondamentale de l'appareil de Golgi.

Ces trois types correspondent aux stades successifs de la formation des granules sécrétoires; ceux-ci, en même temps qu'ils augmentent de volume se déplacent vers le pôle apical de la cellule.

En plus des grains de sécrétion on remarque dans les cellules de Paneth, des amas caractéristiques de petits granules très denses arrangés irrégulièrement, le plus souvent dans une vacuole; chaque amas a à peu près la taille d'un grain de sécrétion; on rencontre en moyenne deux à trois amas au pôle apical de la cellule, sur chaque coupe.

On trouve dans le cytoplasme quelques petites particules opaques de 175 Å de diamètre, semblables à celles attachées au réticulum endoplasmique; elles sont beaucoup moins fréquentes que dans les entérocytes voisins où l'on trouve de nombreux petits groupes de ces particules libres.

Les mitochondries ont une forme en baguette et sont réparties dans les deux tiers basals de la cellule; celles qui sont sous le noyau sont orientées transversalement, celles qui sont contre les parois latérales de la cellule sont orientées selon son grand axe; les autres n'ont pas d'orientation précise; leur structure est classique, elles contiennent parfois des inclusions, beaucoup moins fréquement que les mitochondries des entérocytes à "plateau strié".

On rencontre également, le plus souvent dans la moitié supérieure de la cellule, des vacuoles de 0,3 à 0,5 µm de diamètre, entourées par une membrane simple et contenant de nombreuses petites vacuoles de 300 à 800 Å de diamètre; sur chaque coupe on trouve en moyenne une à deux vacuoles de ce type; des structures semblables ont été observées dans les entérocytes à "plateau strié", souvent

en contact avec l'appareil de Golgi (ZETTERQUIST (1956)(257)). Dans les cellules de Paneth elles n'ont jamais été observées en contact avec l'appareil de Golgi.

I.1.2. Le chorion.

Aussi appelé "lamina propria", il est constitué de tissu conjonctif lache dont le réseau élastique entoure les vaisseaux et les glandes de Lieberkühn. De nombreuses cellules libres, macrophages et lymphocytes , y transitent. Il contient de nombreux ilots lymphoïdes pouvant se présenter sous deux aspects: soit des ilots lymphoïdes isolés pouvant s'étendre vers la sous-muqueuse, soit des groupements d'ilots lymphoïdes ou "plaques de Peyer" disposés du côté opposé au mésentère et constitués par un tissu lymphoïde dense contenant des centres germinatifs.

I.2. La tunique musculaire-muqueuse.

La structure de la muscularis-mucosae est classique, sauf au niveau de l'appendice caecal où elle est fragmentaire. Elle suit toutes les inflexions des valvules conniventes; elle envoie d'une part des expansions en direction de l'épithélium de revêtement qui forment les "muscles de Brücke" des villosités et d'autre part des ramifications vers la couche glandulaire (DUBREUIL et CANIVENC (1967)(127). Elle est bien développée tout le long du tube digestif des mammifères mais son épaisseur est variable selon les espèces considérées (KING et ROBINSON (1945)(33).

TITKEMEYER et CALHOUN (1955)(67) remarquent que la muscularis-mucosae est formée chez tous les mammifères par deux couches distinctes de cellules musculaires: une circulaire interne et une longitudinale externe. Ces deux couches sont souvent incomplètes et en général si fines qu'il est impossible de les mesurer séparément sauf chez le chien; l'épaisseur totale de la muscularis-mucosae varie de 15 µm chez le chat à 71 µm chez le chien (27 µm pour la couche interne et 44 µm pour la couche externe). Il semble que chez le chien la muscularis-mucosae soit exeptionnellement épaisse; en effet pour toutes les autres espèces étudiées par ces auteurs,

l'épaisseur de cette tunique est comprise entre 15 µm chez le chat et 26 µm pour le cheval (citons à titre d'exemple: 19 µm pour la vache, 24 µm pour le mouton, 23 µm pour le porc).

I.3. La tunique sous-muqueuse.

Sa structure est banale, formée de tissu conjonctif lache; au niveau du duodenum elle contient les glandes de Brünner; elle contient également les fibres nerveuses du plexus de Meissner ainsi que les voies sanguines et lymphatiques.

I.4. La tunique musculeuse.

Elle est formée par deux couches musculaires: une circulaire interne et une longitudinale externe; Chez les carnivores, on remarque en plus de ces deux couches typiques, une couche supplémentaire, disposée entre la sous-muqueuse et la couche circulaire; cette troisième couche est oblique, son épaisseur moyenne est de 47 µm chez le chien où on la différencie très facilement des autres couches musculaires; elle a 16 µm d'épaisseur chez le chat où elle est parfois difficile à localiser (TITKEMEYER et CALHOUN (1955)(67).

I.5. La tunique séreuse.

C'est la séreuse péritonéale sauf pour certaines portions du duodénum et du colon où elle est remplacée en partie par une adventice.

I.6. Innervation intrinsèque.

Cette innervation est réalisée par des plexus myentériques recevant des afférences sympathiques et parasympathiques; le plexus d'Auerbach est situé entre les deux couches de la musculeuse et le plexus de Meissner dans la sous-muqueuse; ces plexus sont composés de fibres nerveuses amyéliniques et de cellules de différents types:

- des cellules multipolaires de type I, neurones d'association, qui ne sont présentes que dans le plexus d'Auerbach;

- des cellules du type II, neurones viscéro-moteurs, dont l'axone se termine sur les cellules musculaires lisses de la tunique musculeuse pour le plexus d'Auerbach et sur les cellules musculaires lisses de la muscularis-mucosae pour le plexus de Meissner

- des cellules de type III, ou cellules interstitielles, dont le rôle n'est pas connu (POIRIER et CHEVREAU (1975)(224)).

II. VARIATIONS SELON LES DIFFERENTS SEGMENTS DE L'INTESTIN.

II.1. Principales caractéristiques des deux grandes parties de l'intestin.

II.1.1. L'intestin grêle.

L'intestin grêle est caractérisé par la présence d'un dispositif complexe d'amplification de la surface d'absorbtion (surface de contact avec la lumière intestinale); ce dispositif intervient à quatre niveaux différents; ce sont tout d'abord les anses intestinales, puis les valvules conniventes, puis les villosités intestinales et enfin au niveau cellulaire,les microvillosités. (fig.47)

II.1.1.1. Les anses intestinales.

Comme nous l'avons décrit dans la partie anatomique, le jejunum et l'ileon forment de nombreuses circonvolutions ou anses intestinales.

II.1.1.2. Les valvules conniventes.

Ce sont des plis transversaux permanents qui intéressent la muqueuse et la muscularis-mucosae, avec un axe sous-muqueux.

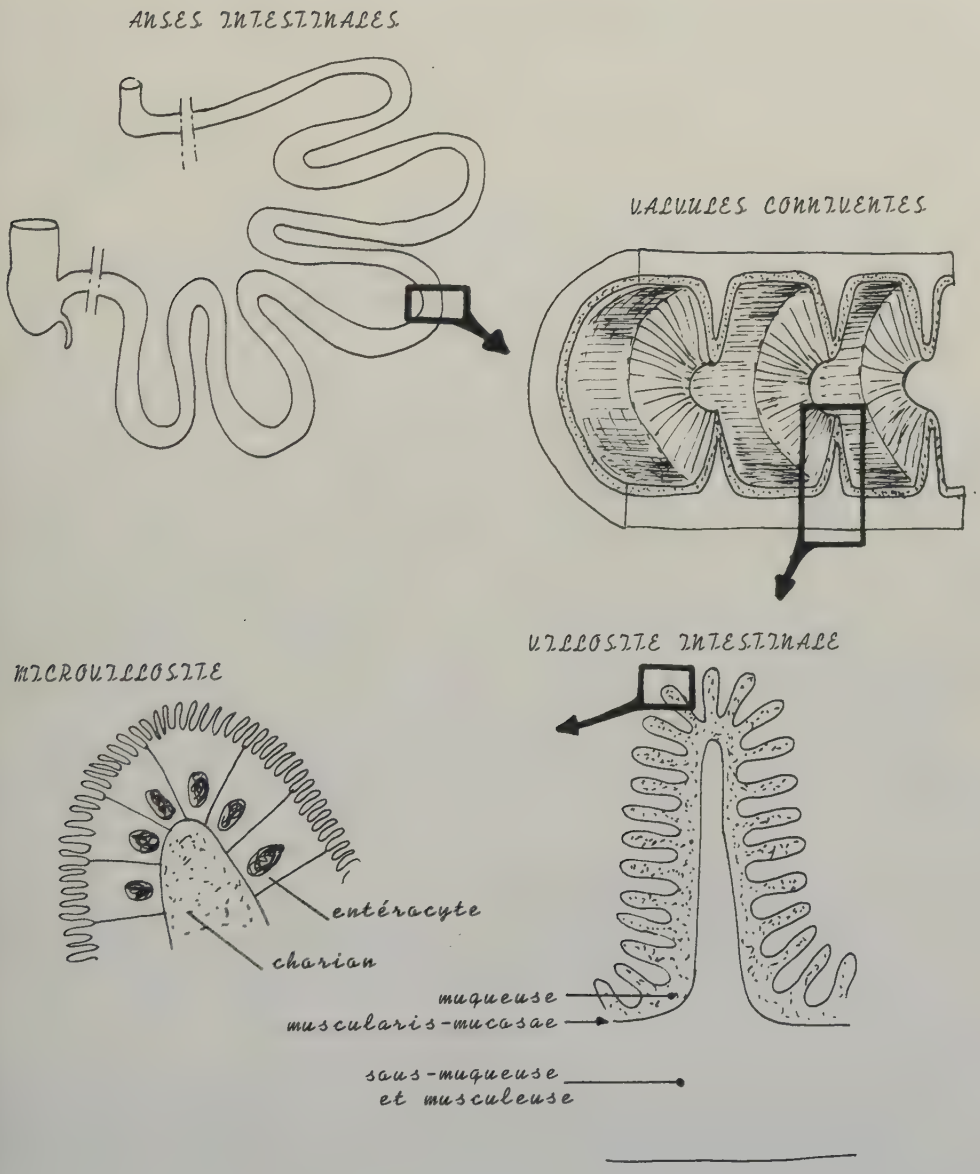
II.1.1.3. Les villosités intestinales.

II.1.1.3.1. Définition.

Ce sont des expansions de la muqueuse comprenant l'épithélium de revêtement et un axe de tissu conjonctif issu du chorion; cet axe conjonctif renferme:

- une artériole se résolvant en un réseau capillaire drainé par une veinule;

- un capillaire lymphatique naissant par une extrémité borgne au sommet de la villosité (c'est le "chylifère central");



(fig.47)- Dispositif d'amplification de la surface de l'intestin grêle.
(d'après POIRIER et CHEVREAU (1975)(224))

- des cellules musculaires lisses, issues de la muscularis-mucosae formant le "muscle de Brücke".

La taille et le nombre de ces villosités varient selon les différents segments de l'intestin grêle et selon l'espèce considérée.

II.1.1.3.2. Variation selon les différents segments.

Les villosités intestinales du jejunum sont longues et fines alors que celles de l'ileon sont courtes et épaisses (POIRIER et CHEVREAU (1975)(224)).

BAKER et coll. (1963)(84) étudiant les villosités de l'intestin du rat remarquent que dans cette espèce, à l'age adulte, on ne rencontre des villosités typiques (en forme de doigts de gant), que dans les dernières portions de l'ileon. Au niveau du duodenum et dans les premières portions du jejunum la muqueuse forme une série de crêtes parallèles; puis en se déplaçant vers l'ileon, on trouve des structures en forme de feuille, d'abord assez larges puis de plus en plus étroites, et enfin quelques villosités de forme digitée à la fin de l'ileon.

Par contre chez le rat nouveau né, on trouve des villosités en forme de doigts de gant sur toute la longueur de l'intestin grêle.

II.1.1.3.3. Variations selon l'espèce.

Les villosités intestinales sont beaucoup plus longues chez les carnivores; la longueur maximale est observée chez le chat: 963 µm; parallèlement c'est dans cette espèce que la hauteur des cellules épithéliales recouvrant les villosités est la plus faible (16 µm).

Chez le chien la longueur moyenne des villosités est de 645 µm et la hauteur des cellules épithéliales les recouvrant est de 32 µm les villosités peuvent présenter dans cette espèce, des extrémités recourbées (TITKEMEYER et CALHOUN (1955)(67)).

Chez le hamster, les villosités intestinales sont, à la naissance, cylindriques et courtes (environ 100 µm de longueur sur 50 µm de diamètre); elles s'allongent progressivement et à l'age adulte prennent la forme de feuilles applaties (leur longueur est

alors de 400 µm); elles sont plus larges au niveau du duodenum (200 µm) que dans le jejunum (100 µm) (KUROHMARU et coll. (1979) (180)).

II.1.1.4.Les microvillosités.

Les microvillosités forment la bordure en brosse des entérocytes à "plateau strié", elles sont également présentes au pôle apical des cellules caliciformes; leur structure a été étudiée avec ces deux types cellulaires.

II.1.2. Le gros intestin.

A l'inverse de l'intestin grêle, le gros intestin ne présente aucun système d'amplification de la surface absorbante; il ne présente ni anses intestinales, ni valvules conniventes, ni villosités intestinales; les entérocytes à "plateau strié" sont très peu nombreux au niveau du gros intestin et on rencontre surtout des cellules muqueuses caliciformes.

MUKHERJEE et WILLIAMS (1967)(211), comparant la structure des microvillosités de l'intestin grêle et du gros intestin de la souris, notent qu'elles sont semblables en tout points; la seule différence remarquable concerne la couche de surface ("suface coat"); cette couche est plus épaisse au niveau du gros intestin (colon) qu'au niveau de l'intestin grêle (jejunum).

II.2. Les différents segments de l'intestin grêle.

L'intestin grêle se divise en trois segments: le duodenum, le jejunum et l'ileon.

II.2.1. Le duodenum.

Le duodenum présente deux types de glandes de localisations différentes: des glandes situées dans sa muqueuse, les glandes de Lieberkühn (ou cryptes de Lieberkühn) qui sont communes aux trois segments de l'intestin grêle; et des glandes situées dans la sous-muqueuse, les glandes de Brünner qui sont propres au duodenum. Sa tunique séreuse est remplacée par une adventice sur une partie de sa circonférence (POIRIER et CHEVREAU (1975)(224)).

II.2.1.1. Les glandes de Lieberkühn.

Ce sont des glandes tubulaires simples qui s'ouvrent dans les espaces intervilleux; elles sont situées uniquement dans la muqueuse. Elles furent découvertes par MALPIGHI en 1698 (195) puis étudiées par GALEATI (1748) (141) et enfin LIEBERKÜHN (1760)(193).

Elles forment des tubes droits orientés perpendiculairement à la surface; elles sont constituées par quatre types cellulaires: les trois types cellulaires constituant l'épithélium de revêtement:

- les entérocytes à "plateau strié", qui sont ici légèrement moins hauts, voir cubique (CHEVREMONT (1956)(113));
- les cellules caliciformes, qui sont en faible proportion et semblent absentes du fond des tubules glandulaires;
- les cellules argentaffines qui sont volumineuses et plus nombreuses qu'au niveau des villosités intestinales;

à ces trois types vient s'ajouter un quatrième type cellulaire qui est propre aux glandes de Lieberkühn: ce sont les cellules de Paneth; elles sont situées au fond des tubules par groupe de quatre à six. Tous ces types cellulaires ont été étudiés en détail dans le chapitre précédent, nous n'y reviendrons donc pas. (fig.48)

II.2.1.2. Les glandes de Brünner.

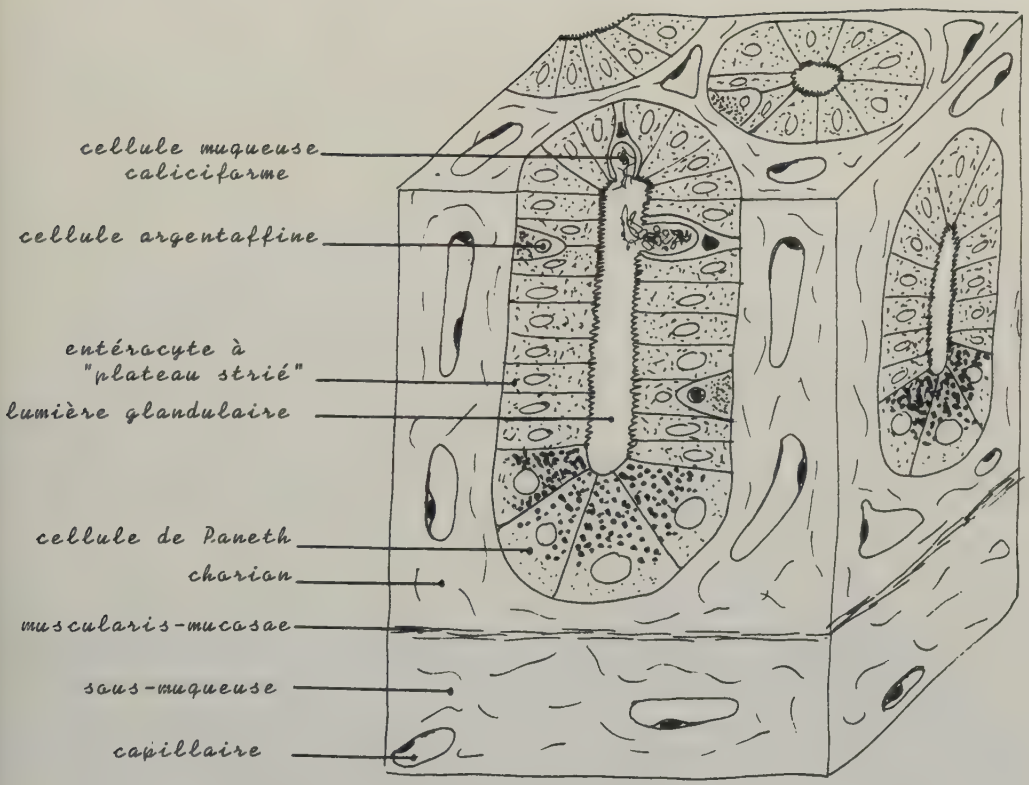
II.2.1.2.1. Historique.

Les glandes de Brünner sont mentionnées pour la première fois par WEPFER en 1679 (254), dans sa description de l'autopsie d'une femme; il remarque que ces glandes produisent une grande quantité de mucus même huit jours après la mort.

En 1688 BRÜNNER (104) publie son premier article sur ces glandes et les nomme: "glandulae duodeni" ou "pancreas secundarium".

MIDDELDORF (1846) (201) est le premier auteur à remarquer que ces glandes n'existent que chez les mammifères et sont plus abondantes chez les herbivores que chez les carnivores. Il remarque également que les sécrétions de ces glandes sont différentes de celles du pancréas et c'est lui qui propose de les appeler "glandes de Brünner" au lieu de "pancréas secondaire".

La plupart des études de la fin du siècle dernier concernent les relations existant entre les glandes de Brünner et les glandes pyloriques, et leur nature séreuse ou muqueuse; certains auteurs



(fig.48)- Représentation schématique tridimensionnelle du fond d'une glande de Lieberkühn.
(d'après POIRIER et CHEVREAU (1975)(224))

allant jusqu'à assimiler les glandes de Brünner à une simple extension des glandes pyloriques dans le duodenum.

BENSLEY (1903) (92) reprend d'une façon critique toutes ces théories et son travail ouvre la voie aux observations modernes. LANDBOE-CHRISTENSEN (1944)(185) étudie les glandes de Brünner chez l'homme et s'intéresse à la répartition de ces glandes dans le duodenum. GROSSMAN (1958)(147) s'intéresse en particulier à la nature des sécrétions des glandes de Brünner. Récement plusieurs auteurs ont étudié en microscopie électronique l'ultrastructure des glandes de Brünner chez différentes espèces: MOE (1960)(205) travaille sur le chat; COCHRANE et coll. (1964)(115)étudient ces glandes chez le cobaye; FRIEND (1965)(138) s'intéresse aux glandes de Brünner de la souris; LEESON et LEESON (1966)(191) à celles du rat et à celles du lapin en 1967 (192); VAISSALIO (1969)(246) étudie les glandes de Brünner du chien.

II.2.1.2.2. Répartition.

Les glandes de Brünner apparaissent chez tous les mammifères à la jonction entre la muqueuse gastrique et la muqueuse duodénale, mais la distance sur laquelle elles s'étendent à partir du pylore est très variable selon les espèces considérées; on note également une variation intra-spécifique de moindre importance.

KUCZYNSKY (1890)(179) divise les mammifères en trois groupes selon l'extension de leur glandes de Brünner; chez les carnivores l'extension est faible, chez les omnivores elle est moyenne et chez les herbivores elle est importante.

OPPEL (1897)(216) remarque que la zone contenant des glandes de Brünner semble être comprise entre le pylore et l'abouchement du canal cholédoque.

VILLEMIN (1922)(71) préfère prendre pour limite à l'extension de ces glandes, l'abouchement des canaux pancréatiques; ceci étant très net chez certaines espèces telles que le lapin ou le cobaye où le canal pancréatique ne débouche que dans la quatrième portion du duodenum (duodenum ascendant) et où l'on trouve des glandes de Brünner jusqu'à ce niveau. Mais pour GROSSMAN (1958)(147) cette limite est loin d'être satisfaisante car chez certaines espèces telles que le chien, le chat ou le rat, la zone d'extension des

glandes de Brünner s'arrête bien avant l'abouchement des canaux cholédoque et pancréatiques, alors que chez d'autres, telles que le porc ou le cheval, on trouve des glandes de Brünner bien après cette limite (jusque dans le jejunum chez le cheval).

Quoi qu'il en soit, leur densité décroit lorsqu'on s'éloigne du pylore.

II.2.1.2.3. Description.

Les glandes de Brünner sont composées de tubules ramifiés dans lesquels s'ouvrent des acini. Dans la plupart des espèces ces tubules s'ouvrent au fond des cryptes; les tubules glandulaires sont groupés en pseudo-lobules adjacents, séparés par des cloisons conjonctives dans lesquelles la muscularis-mucosae envoie des feuillets contractils aidant à l'excrétion exo-glandulaire (BAYLE (1971)(87)).

A l'exeption du lapin, dans toutes les espèces les tubules et les acini sont constitués d'un seul type de cellule; ce sont des cellules muqueuses du même type que les cellules muqueuses des glandes pyloriques et cardiales ainsi que des cellules "muqueuses du collet" des glandes fundiques. Leur pôle apical est rempli de grains de sécrétion et leur noyau est applati contre la face inférieure de la cellule (GROSSMAN (1958)(147)).

Chez le lapin on rencontre deux types cellulaires différents. Des cellules muqueuses identiques à celles rencontrées chez les autres espèces, ce sont les plus nombreuses; mais aussi des cellules d'un autre type, souvent appelées "cellules sombres" (par opposition aux autres cellules dites "claires"). Ces cellules "sombres" présentent toutes les caractéristiques des cellules sécrétant des enzymes digestives, telles que les cellules principales des glandes fundiques (GROSSMAN (1958)(147)).

Les glandes de Brünner du lapin sont donc constituées par trois types d'acini: des acini séreux, des acini muqueux et des acini regroupant les deux types cellulaires (BAYLE (1971)(87)).

ELIAS (1947)(130) étudiant en microscopie optique la morphologie des glandes de Brünner chez différents animaux (cheval, bovins, mouton, porc, chien et chat) remarque quelques différences inter-spécifiques; pour les espèces qui nous intéressent il note

que la lumière glandulaire est plus étroite chez le chat que chez le chien; les cellules glandulaires sont beaucoup plus petites chez le chat (5 um de diamètre) que chez le chien (30 um de diamètre)

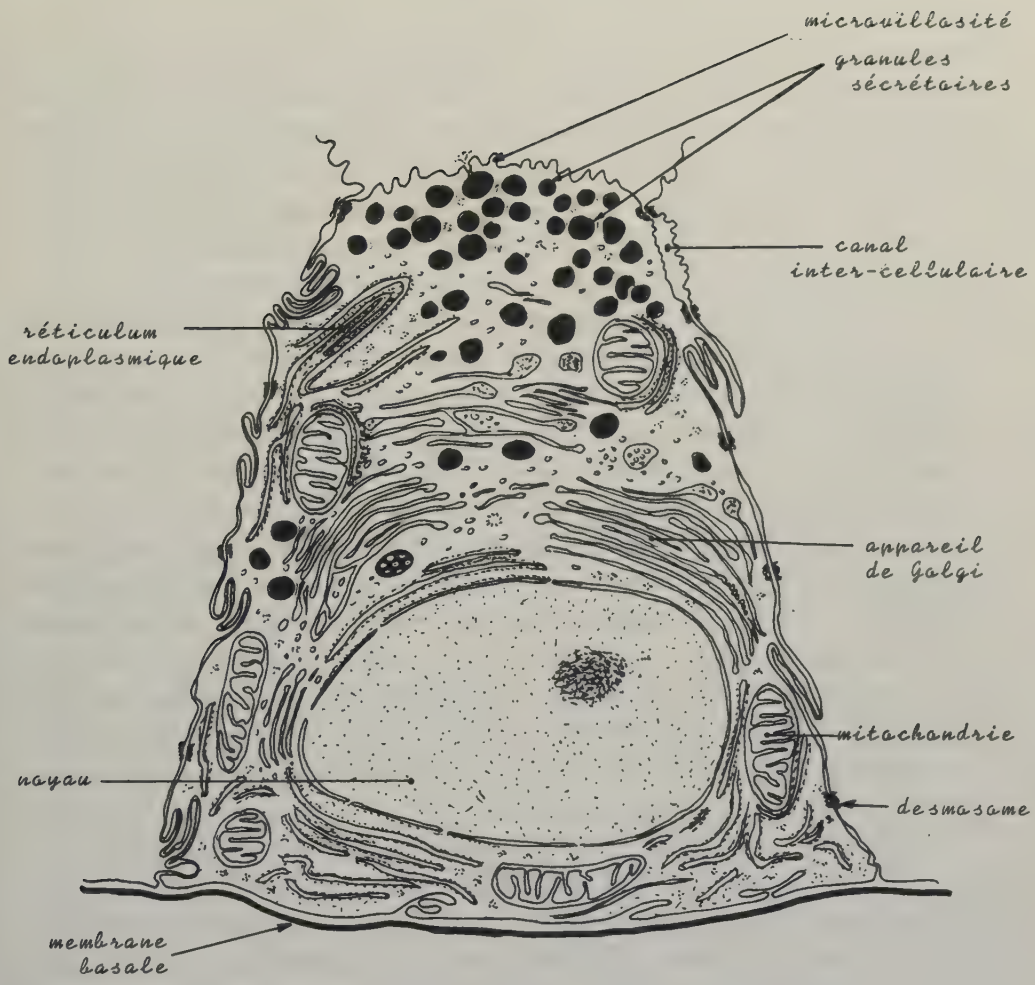
II.2.1.2.4. Description en microscopie électronique.

Pour tous les auteurs ayant étudié les glandes de Brünner en microscopie optique, il semblait bien établi que ces glandes étaient formées de cellules muqueuses, chez presque tous les mammifères; les espèces faisant exeption à cette règle étaient le cheval et surtout le lapin (MARTIN (1954)(198)). En les étudiant en microscopie électronique on se rend compte qu'il existe de nombreuses différences inter-spécifiques, que l'on retrouve également dans la composition des sécrétions glandulaires.

Nous étudierons tout d'abord la structure d'une cellule glandulaire dans une espèce donnée, le rat, puis nous envisagerons les différences inter-spécifiques. Nous avons tiré cette description d'une cellule glandulaire de rat du travail de LEESON et LEESON (1966)(191) (fig.49)

Les tubules glandulaires sont entourés par une membrane basale bien distincte, dont la surface externe est en contact avec des fibres de collagène du tissu conjonctif sous-muqueux environnant. Les cellules sont disposées autour d'une lumière centrale dans laquelle elles projettent de courtes microvillosités. Elles présentent une polarité très marquée: le noyau est situé au pôle basal et le pôle apical contient une quantité variable de grains de sécrétion. En plus de ces cellules glandulaires, on peut voir quelques cellules argentaffines; elles s'interposent entre deux cellules glandulaires, leur base repose sur la membrane basale et leur extrémité apicale atteint la lumière du tube glandulaire. Elles sont caractérisées par la présence dans leur cytoplasme de nombreux granules denses, entourés chacun par une membrane distincte.

La surface apicale des cellules glandulaires est irrégulière en raison de la présence de petites microvillosités en forme de doigts, de hauteur variable. La membrane cytoplasmique possède une structure typique, deux couches denses entourant une couche



(fig.49)- Ultrastructure d'une cellule d'une glande de Brünner du duodenum de la souris.
(d'après ERLEND (1965)(138))

claire; son épaisseur totale est de 90 Å. Sur les parois latérales vers le pôle apical, on rencontre les complexes de jonction habituels (zona occludens, zona adherens et desmosomes). la membrane cytoplasmique est alors relativement droite. Vers la base de la cellule, on remarque des invaginations de la membrane cytoplasmique.

Le noyau est ovale et situé dans la moitié basale de la cellule; on peut voir occasionnellement un nucléole; la membrane nucléaire présente généralement de nombreux pores.

Le réticulum endoplasmique "granuleux" est situé principalement dans les régions basale et péri-nucléaire du cytoplasme; bienqu'on remarque occasionnellement quelques groupes de deux à quatre citernes parallèles, la plupart de ces éléments sont rencontrés isolés dans le cytoplasme. On rencontre rarement de zone d'association entre le réticulum endoplasmique et des mitochondries (ce qui est fréquement observé chez le cobaye et la souris). Les ribosomes libres sont rencontrés principalement dans le cytoplasme basal et dans le cytoplasme apical, entre les grains de sécrétion.

Les mitochondries sont ovales ou allongées et concentrées en région basale et péri-nucléaire.

L'appareil de Golgi est bien développé; il présente trois composants principaux: des citernes à paroi lisse ou "lamelles", des vacuoles et des vésicules; ces éléments se situent principalement en région supra-nucléaire où ils sont associés avec les grains de sécrétion. Il n'y a pas d'association entre les éléments de l'appareil de Golgi et le réticulum endoplasmique, à la différence de ce qu'on observe chez la souris (FRIEND (1965)(138)).

De gros granules sécrétoires entourés chacun par une membrane occupent la majeure partie du cytoplasme apical; certains restent bien individualisés, séparés par une fine couche de cytoplasme, d'autres fusionnent et forment des amas semblables aux amas de grains de mucus rencontrés dans les glandes salivaires. A l'intérieur de chaque granule on remarque un fin réseau fibrillaire.

En plus de ces gros granules sécrétoires et de ces amas, le cytoplasme apical contient de petites vésicules contenant chacune des structures fibrillaires d'apparence semblable à celles ren-

contrées dans les gros granules sécrétoires, ou bien une substance finement granuleuse de densité électronique élevée; ces vésicules sont étroitement associées aux granules sécrétoires et semblent parfois fusionner avec ces derniers.

II.2.1.2.5. Variations inter-spécifiques.

Chez le cobaye, COCHRANE et coll. (1964)(115) montrent que les cellules des glandes de Brünner sont typiquement muqueuses; leur réticulum endoplasmique est confiné dans la partie basale de la cellule et le pôle apical contient une grande quantité de gros granules sécrétoires, de faible densité électronique; il ne remarquent pas de canalicules inter-cellulaires.

Chez le chat (MOE (1960)(205)) et chez la souris (FRIEND (1965)(138)) ces deux auteurs remarquent que les cellules composant les glandes de Brünner possèdent des caractéristiques intermédiaires entre les cellules muqueuses typiques et les cellules séreuses. Les produits de sécrétion se retrouvent sous la forme de petits granules de forte densité électronique; le réticulum endoplasmique est abondant; on remarque de nombreuses mitochondries et des canalicules sécrétoires apparaissent entre deux cellules adjacentes.

Chez le rat, LEESON et LEESON (1966)(191) montrent que les cellules semblent plus muqueuses que séreuses; les produits de sécrétion sont de faible densité électronique et les granules montrent une tendance à fusionner; le réticulum endoplasmique est dispersé et on ne remarque aucun canalicule inter-cellulaire.

Chez le lapin, LEESON et LEESON (1967)(192) confirment la présence de deux types de cellules bien définis: les cellules séreuses apparaissent en petits groupes seulement à l'extrémité borgne des tubules glandulaires qui sont formés par ailleurs, principalement par des cellules muqueuses; ces cellules muqueuses semblent avoir des caractéristiques intermédiaires entre celles de la souris et celles du rat; leur cytoplasme apical contient de nombreux granules sécrétoires qui sont de faible densité électronique exepté en leur centre et présentent une certaine tendance à fusionner; on ne remarque pas de canalicules inter-cellulaires entre deux cellules adjacentes.

LEESON et LEESON (1967)(192) remarquent qu'en utilisant deux méthodes de fixation différentes, les granules de sécrétion apparaissent tantôt bien individualisés tantôt avec une forte tendance à fusionner en amas; ceci leur fait penser qu'il est possible qu'une partie des différences observées au sujet des produits de sécrétion des cellules glandulaires dans différentes espèces soit due aux méthodes de préparation des tissus.

II.2.2. Le jejunum.

Il ne présente aucune particularité, si ce n'est des villosités longues et fines et dans certaines espèces la présence de valvules conniventes hautes et nombreuses (POIRIER et CHEVREAU (1975)(224)).

II.2.3. L'ileon.

Il possède des villosités plus courtes et plus larges; il est le siège préférentiel des cellules argentaffines et des cellules de Paneth (au fond des cryptes de Lieberkühn) ainsi que des plaques de Peyer; le nombre des cellules caliciformes augmente aux dépens des entérocytes à "plateau strié" (POIRIER et CHEVREAU (1975)(224)).

II.3. Les différents segments du gros intestin.

Si l'on exepte l'appendice caecal, qui présente des caractéristiques propres, la constitution histologique du gros intestin est essentiellement la même pour ses trois principaux segments: le caecum, le colon et le rectum.

La muqueuse, à surface lisse, présente une grande abondance de cellules muqueuses caliciformes et un nombre plus réduit d'entérocytes à "plateau strié", tant au niveau de l'épithélium de surface que dans les cryptes de Lieberkühn. Ces cryptes sont larges et plus longues que dans l'intestin grèle; les cellules caliciformes y sont nombreuses et elles alternent pratiquement avec les entérocytes à "plateau strié"; en plus de ces deux types cellulaires, on rencontre des cellules argentaffines mais pas de cellules de Paneth (CHEVREMONT (1956)(113)). Le chorion est riche en tissu lymphoïde avec de gros follicules lymphoïdes; la séreuse périto-

néale est remplacée sur certaines portions par une adventice (POIRIER et CHVREAU (1975)(224)).

II.3.1. Le caecum.

Chez le lapin, ANDREOZZI et PROTO (1976)(79) retrouvent les cinq tuniques habituelles au niveau de la paroi caecale; ils remarquent que la tunique musculeuse, constituée d'une couche musculaire circulaire interne et d'une couche longitudinale externe est très bien développée; elle atteint à elle seule plus de la moitié de l'épaisseur totale de la paroi. Ils remarquent également qu'en regard du pli spiral, la couche circulaire interne de la tunique musculeuse devient plus abondante et contribue, avec le tissu conjonctif de la sous-muqueuse, à former le "squelette" de ce repli. La muqueuse, outre ce pli spiral, présente deux types de reliefs; certains sont assez bas et larges, les autres sont plus élevés; ces reliefs se différencient du pli spiral par le fait que leur axe est uniquement constitué de tissu conjonctif. Les relèvements de type bas déterminent des cryptes dans lesquelles on reconnait des cellules caliciformes, mais en moins grand nombre que dans les cryptes de Lieberkühn typiques; ces cellules sont regroupées au fond des cryptes.

Chez le hamster, SNIPES (1979)(63) remarque que la paroi est plus épaisse au niveau de l'ampoule caecale (ou tête du caecum) qu'au niveau du corps du caecum; la muqueuse étant toujours presque deux fois plus épaisse que la musculeuse. Il donne les mesures suivantes:

	épaisseur de la muqueuse	*épaisseur de la musculeuse*
ampoule caecale	*0,14 mm*	*0,08 mm*
corps du caecum	*0,09 mm*	*0,03 mm*

La muqueuse présente de nombreux plis limitant des cryptes; ces cryptes sont plus courtes au niveau du corps caecal qu'au niveau de l'ampoule caecale. La seule différence de structure

remarquable au niveau de la pointe du caecum est la présence de follicules lymphoïdes dans le chorion de la muqueuse.

Chez la souris HENRIKSON (1973)(162) remarque que la structure microscopique du caecum ressemble à celle du colon; il s'intéresse en particulier à la présence de petits granules dans le cytoplasme apical des entérocytes à "plateau strié" des cryptes, ainsi qu'au contact étroit existant entre l'épithélium intestinal et de nombreux micro-organismes.

II.3.2. Le colon.

HAMPTON (1960)(150), travaillant sur la souris, retrouve les cinq tuniques habituelles et note que la tunique musculeuse est bien constituée par deux couches musculaires complètes, l'une circulaire interne, l'autre longitudinale et externe. Pour ce qui est de l'épithélium il décrit en détail deux types cellulaires: les entérocytes à "plateau strié" et les cellules caliciformes; au sujet des microvillosités, il ne remarque aucune différence avec celles des cellules de l'intestin grêle.

HAYWARD et JOHNSON (1961)(152) travaillant également sur la souris notent que les deux types cellulaires principaux (entérocytes et cellules caliciformes) rencontrés au niveau du colon ont la même structure que ceux rencontrés dans l'intestin grêle, mais ils précisent que les entérocytes à "plateau strié" du colon présentent des microvillosités moins développées que celles des entérocytes de l'intestin grêle.

Chez le rat, FLOREY (1960)(134) étudie la structure de la muqueuse du colon avant et après stimulation par la moutarde; il décrit des cellules caliciformes et des entérocytes à "plateau strié" typiques.

Toujours chez le rat, HELLENDER (1973)(296) étudie la formation de la muqueuse du colon dans les premiers jours de la vie. Il remarque que dès le 20ème jour les deux types cellulaires principaux (entérocytes et cellules caliciformes) ainsi que quelques cellules argentaffines, présentent leur structure typique.

SNIPES (1979)(63) travaillant sur le hamster remarque que dans le colon proximal (qui fait suite immédiatement au caecum) la muqueuse forme des replis parallèles, ce qui diffère nettement

d'avec les replis contournés que l'on observe dans le caecum. De plus, au niveau de ces replis, la muqueuse présente une différenciation intéressante; d'un côté de la crête elle est épaisse (0,17 µm) et présente des cryptes longues contenant de nombreuses cellules caliciformes, alors que de l'autre côté de cette crête elle est plus fine (0,08 µm) et présente des cryptes plus courtes avec une population de cellules caliciformes nettement moindre. De part et d'autre de la crête l'épaisseur de la musculeuse reste inchangée (0,09 µm). Ils remarquent également que les microvillosités observées au sommet des entérocytes à "plateau strié" du colon sont moins développées que dans le caecum.

Mc KIRDY et Mc MILLAN (1971)(39) étudient la disposition des fibres musculaires de la couche musculaire interne de la tunique musculeuse du colon distal du lapin; ils établissent que les faisceaux musculaires de cette couche circulaire ne font certainement pas partie d'une "spirale extensive" comme certains auteurs l'avaient laisser entendre.

II.3.3. Le rectum.

Il présente quelques particularités; les glandes de Lieberkühn y sont plus longues que dans le colon et, sur une longueur plus ou moins importante selon les espèces, sa partie distale ne possède pas de tunique séreuse, mais une adventice.

-o-o-o-

C/ ORIGINE ET RENOUVELLEMENT DE L'EPITHELIUM GASTRO-INTESTINAL

Nous étudierons l'origine et le renouvellement de l'épithélium gastro-intestinal successivement dans l'estomac, l'intestin grêle et le gros intestin; enfin nous présenterons un tableau récapitulatif donnant les temps de renouvellement cellulaire à dif-

férents niveaux du tube digestif.

I. L'ESTOMAC.

Nous envisagerons successivement le fundus, la région pylorique et enfin la zone du pré-estomac chez la souris.

I.1. Le fundus.

Dès 1898, BENSLEY (90) décrivait dans cette région de l'estomac, de nombreuses mitoses dans les cellules de l'isthme, c'est à dire la zone de jonction entre le sommet des glandes gastriques et la base des cryptes; il suggerait déjà que les cellules filles issues de ces mitoses migraient en partie vers la lumière des cryptes pour remplacer les cellules de l'épithélium de surface, et en partie vers le bas de la glande pour remplacer les cellules principales et les cellules muqueuses du collet, bienque ces dernières puissent aussi être formées par leurs propres divisions.

Plus récemment, la présence de cellules muqueuses en division a été confirmée dans la partie glandulaire de l'estomac du rat, mais aucune mitose n'a été mise en évidence dans des cellules principales, des cellules bordantes ni dans des cellules épithéliales de surface (TEIR et coll. (1952)(344)).

Certains auteurs ont émis l'hypothèse selon laquelle les cellules bordantes étaient aptes à se diviser (MURRAY et JACQUIERT (1937)(326), HUNT (1954)(300)); d'autres s'y opposent formellement (TEIR et coll. (1952)(344), STEVENS et LEBLOND (1953)(341)).

De nouvelles études ont montré que les glandes gastriques du rat adulte présentaient deux zones de mitoses distinctes; la zone la plus active est localisée au niveau de l'isthme et donne naissance aux cellules épithéliales de surface, tandis que l'autre zone, moins active, située dans la région du collet, donne naissance aux cellules muqueuses du collet (STEVENS et LEBLOND (1953) (341)). Les cellules issues de la zone de l'isthme migrent vers la lumière gastrique en glissant le long de la membrane basale et en se différenciant progressivement pendant leur trajet le long des cryptes, pour devenir des cellules épithéliales de surface typiques et alors atteindre la surface gastrique d'où elles sont éventuellement éliminées en laissant derrière elles un "vide" (LEBLOND et WALKER (1956)(307)). La présence de "vides" faisant

penser à une élimination de cellules a également été mise en évidence dans l'épithélium de surface de l'estomac du chat (GRANT (1945)(291)).

D'autre part, les cellules muqueuses issues des mitoses de la zone du collet ne semblent pas migrer; ces cellules sont sans doute éliminées sur place dans la lumière de la glande (STEVENS et LEBLOND (1953)(341)).

I.2. La région pylorique.

En 1898, BENSLEY (90) notait la présence de mitoses à la jonction des cryptes et des glandes muqueuses pyloriques. Des travaux plus récents ont mis en évidence une zone d'intense activité mitotique dans la partie profonde des cryptes chez le rat adulte. Les cellules produites migrent vers la lumière gastrique pour remplacer les cellules de l'épithélium de surface, et sont éliminées au niveau de "zones d'éjection" où l'on remarque souvent des "vides". Une deuxième zone d'activité mitotique a été observée dans les glandes pyloriques, au niveau de laquelle on ne note pas de phénomènes de migration cellulaire; on pense que les cellules meurent et sont éliminées sur place dans la lumière glandulaire (LEBLOND et WALKER (1956)(307)).

Le temps de renouvellement des cellules muqueuses de l'épithélium de surface est de 2,84 jours alors que celui des cellules muqueuses du collet est de 6,52 jours (STEVENS (1952)(340)).

I.3. La zone du pré-estomac.

Les premières études sur le renouvellement de l'épithélium kératinisé stratifié du pré-estomac ont été faites chez la souris par WOLFSBERG (1964)(350).

FRANKFURT (1967)(288) montre que la couche basale de cet épithélium présente deux sous-populations cellulaires: des cellules en mitose (57% des cellules basales) et des cellules en cours de différenciation (43% des cellules basales). Le temps de renouvellement des cellules basales est de 55 heures et les cellules nouvellement formées restent encore 41 heures dans la couche basale de l'épithélium (ce qui correspond à la phase de différenciation), puis elles migrent vers la surface.

II. L'INTESTIN GRELE.

Dans cette partie nous nous intéresserons successivement aux quatre types cellulaires de l'épithélium de l'intestin grèle: les **entérocytes** à "plateau strié", les cellules muqueuses, les cellules endocrines et les cellules de Paneth; nous terminerons par un bref exposé de la théorie unitaire concernant l'origine de ces quatre types cellulaires.

II.1. Les entérocytes à "plateau strié".

CHENG et LEBLOND (1974)(273) montrent que les entérocytes à "plateau strié" ("columnar cells") présentent des différences structurales selon leur localisation dans les glandes de Lieberkühn et sur les villosités; ces particularités correspondent à différents stades évolutifs; ils classent ces entérocytes en quatre groupes:

- les cellules de la base des glandes qui sont des cellules immatures et aptes à se diviser, occupent le tiers profond de la glande;
- les cellules du milieu de la glande qui occupent le tiers central dans l'ileon et pratiquement les deux tiers supérieurs de la glandes dans le duodenum et le jejunum, se divisent encore et présentent tous les stades entre les cellules indifférenciées de la base et les cellules partiellement différenciées du sommet;
- les cellules du sommet, qui occupent le reste de la glande, ne se divisent plus mais continuent à se différencier;
- finalement les cellules des villosités qui sont des entérocytes à "plateau strié" typiques.

Ces entérocytes constituent la grande majorité des cellules épithéliales: 95% dans le duodenum,
94% dans le jejunum,
89% dans l'ileon;
elles jouent donc un rôle déterminant dans le renouvellement de l'épithélium tout entier; le temps de renouvellement des entérocytes est de 3,3 jours dans le duodenum et de 3,4 jours dans le jejunum. La vitesse de migration des entérocytes à l'intérieur de la glande augmente progressivement depuis la base jusqu'à l'orifice; là les cellules cessent de se diviser et la migration se

poursuit à vitesse constante le long des villosités. Les mitoses des entérocytes immatures produisent plus de cellules filles qu'il n'est nécessaire au renouvellement des entérocytes à "plateau strié" des villosités; ceci laisse supposer que certaines cellules issues de ces mitoses évoluent vers d'autres types cellulaires.

II.2. Les cellules muqueuses.

CHENG (1974)(274) divise la population muqueuse de l'épithélium de l'intestin grêle en deux sous-groupes cellulaires:

- les cellules muqueuses communes ("common mucous cells") qui représentent environ les trois quarts de la population muqueuse;
- et les cellules muqueuses "granuleuses" ("granular mucous cells") qui représentent un quart de la population; ces dernières diffèrent des autres cellules muqueuses par la présence de petites granulations denses parmis les globules de mucus.

Les cellules muqueuses granuleuses ont souvent été décrites comme des formes intermédiaires entre les cellules de Paneth et les cellules muqueuses communes (BIZZOZERO (1892)(264), METTAM (1895)(325), PARAT (1923)(330), MOLS (1930)(209), PATZELT (1936)(331), HERTZOG (1937)(297), TROUGHTON et TRIER (1969)(347)).

Certains auteurs les considéraient comme des étapes de la transformation de cellules de Paneth en cellules muqueuses (BIZZOZERO (1892)(264)), d'autres comme des étapes de la transformation inverse (PARAT (1923)(330)). CHENG (1974)(274) montre que ces cellules muqueuses granuleuses ne sont pas des figures intermédiaires mais bien deux types cellulaires muqueux.

Hors mis les cellules de Paneth (BIZZOZERO (1892)(264)), d'autres précurseurs ont été suggérés pour les cellules muqueuses; SCHOFIELD (1951)(230), (1952)(231) et (1953)(232) propose les cellules argentaffines et d'autres (tel CHLOPKOW (1928)(279)) les entérocytes. D'autres encore pensent que les cellules muqueuses proviennent de leurs propres divisions (PATZELT (1936)(331), MOE (1955)(204), LEBLOND et MESSIER (1958)(308), THRASHER et GREULICH (1966)(345).

En 1969, MERZEL et LEBLOND (323) montrent que les cellules

muqueuses caliciformes ont pour origine des cellules ne contenant que quelques granules de mucus, qu'ils nomment "cellules oligo-muqueuses" ("oligomucous cells"); ils précisent également que ces cellules oligo-muqueuses ne sont pas formées uniquement par leurs propres divisions mais aussi par la transformation d'entérocytes indifférenciés.

CHENG (1974)(274) reprend cette division entre cellules oligo-muqueuses et cellules muqueuses caliciformes, et précise qu'on ne rencontre les cellules oligo-muqueuses, du type commun ou du type granuleux, que dans la moitié profonde des glandes alors que les cellules muqueuses caliciformes des deux types occupent la moitié supérieure des glandes et la base des villosités. Dans la partie supérieure des villosités on ne rencontre que des cellules muqueuses caliciformes du type commun. Les cellules oligo-muqueuses des deux types sont aptes à se diviser alors que les cellules caliciformes ne le peuvent plus. Les cellules oligo-muqueuses migrent vers la haut de la glande en accumulant les grains de mucus et donnent ainsi naissance aux cellules caliciformes qui migrent vers le sommet des villosités d'où elles sont éliminées. Pour les cellules oligo-muqueuses du type "granuleux" la migration vers le haut et leur transformation en cellules caliciformes s'accompagnent de la disparition progressive des grains de sécrétion denses qui les caractérisaient; ce qui fait qu'elles donnent naissance à des cellules caliciformes du type commun dans la partie supérieure de la glande.

Le renouvellement des cellules muqueuses du type commun demande environ 3 jours, comme pour les entérocytes à "plateau strié"; il est un peu plus rapide pour les cellules muqueuses du type granuleux (CHENG (1974)(274)).

II.3. Les cellules endocrines.

Traditionnellement les cellules endocrines du tube digestif étaient considérées comme des cellules fixes qui ne se divisaient pas ni ne se renouvelaient (PATZELT (1936)(331)). Les travaux de LEBLOND et MESSIER (1958)(308) confirment en partie cette hypothèse. D'autre part, deux études plus récentes (DESCHNER et LIPKIN (1966)(284), ODARTCHENKO et coll.(1970)(328)) suggèrent que les

cellules endocrines sont capables de se diviser et qu'elles se renouvellent très lentement. CHENG et MERZEL (1971)(271) indiquent que ces cellules ne se divisent pas mais que néanmoins leur population se renouvelle rapidement. FERREIRA et LEBLOND (1971)(287) confirment que la population des cellules endocrines du tube digestif se renouvelle continuellement.

CHENG et LEBLOND (1974)(275) précisent qu'en microscopie optique on ne remarque aucune figure de mitose dans des cellules endocrines; en microscopie électronique ils remarquent des mitoses dans certaines cellules de la base des glandes, possèdant un petit nombre de granules caractéristiques et quelques paquets de filaments ainsi que de nombreux ribosomes libres; ces cellules sont interprètées comme étant de jeunes cellules endocrines et semblent être issues des entérocytes indifférenciés de la base des glandes. Ces cellules migrent vers le sommet de la glande en accumulant des granules denses, puis vers le sommet des villosités d'où elles sont éliminées.

Le renouvellement des cellules endocrines demande 3,9 jours dans le duodenum et 4,0 jours dans le jejunum (CHENG et LEBLOND (1974)(275)).

II.4. Les cellules de Paneth.

L'origine et renouvellement des cellules de Paneth sont restés longtemps controversés. Certains auteurs pensaient que ces cellules étaient aptes à se diviser (BARRY (1953)(86), THRASHER et GREULICH (1966)(345), DESCHNER (1967)(126)) alors que d'autres affirmaient que les cellules de Paneth ne pouvaient pas se diviser même pendant la vie foetale (KLEIN (1906)(175), MOLS (1930)(209), LEBLOND et MESSIER (1958)(308), LEBLOND et coll.(1968)(309)). Certains auteurs pensaient que la population des cellules de Paneth ne se renouvelait pas. D'autres proclamaient que les cellules de Paneth provenaient de la transformation de cellules muqueuses caliciformes qui auraient migré vers la base des glandes; ils appuyaient cette hypothèse sur l'observation de formes intermédiaires entre les cellules caliciformes et les cellules de Paneth (BIZZOZERO (1888)(263) et (1892)(264), MOLS (1930)(209), PATZELT (1936)(331), HERTZOG (1937)(297)). Ces "formes intermédiaires" correspondent en fait aux

cellules muqueuses de type "granuleux" qui constituent avec les cellules muqueuses communes les deux groupes de cellules muqueuses, et qui migrent en direction des villosités (CHENG (1974)(276)).

Cet auteur précise par ailleurs que le nombre de mitoses observé dans les deux types cellulaires muqueux étant déjà insuffisant pour assurer le simple renouvellement de la population muqueuse, il est hors de question que l'on puisse considérer quelques cellules muqueuses granuleuses comme précurseurs de cellules de Paneth.

En 1888, PANETH (218) pensait que ces cellules avaient pour origine des cellules issues de la division d'entérocytes du milieu de la glande qui migraient ensuite vers la base en se différenciant. BEHNKE et MOE (1964)(89) pensaient que les cellules de Paneth provenaient d'entérocytes indifférenciés.

HAMPTON (1968)(293), travaillant sur l'intestin grèle de la souris, observe à la base des glandes des cellules indifférenciées dont certaines contiennent quelques granules denses; il pense que ces cellules sont à l'origine des cellules de Paneth.

THROUGTON et TRIER (1969)(347) concluent que les cellules de Paneth ne se divisent pas et qu'elles proviennent de la différenciation de cellules intermédiaires contenant quelques granules ressemblant à ceux des cellules de Paneth. Ils pensent que ces cellules intermédiaires sont elles-même issues de cellules indifférenciées de la base des glandes; ils montrent par ailleurs que, bienque les cellules de Paneth ne se divisent pas, leur population se renouvelle en trois semaines environ.

CAIRNIE (1970)(266) pense que les cellules de Paneth ne se divisent pas et qu'elles sont issues de la division de précurseurs mais il affirme que ces précurseurs ne proviennent pas de l'épithélium.

Enfin, CHENG (1974)(276) montre que la population des cellules de Paneth se répartit de la façon suivante:

- 23% de cellules de Paneth jeunes avec des granules d'un diamètre inférieur à 2 μm;
- 63% de cellules de Paneth typiques avec des granules de 2 à 3 μm de diamètre;
- 14% de cellules de Paneth vieilles avec des granules d'un

diamètre supérieur à 3 µm.

Il précise que les cellules de Paneth ne se divisent pas; il remarque seulement quelques cellules indiscernables des entérocytes indifférenciés de la base des glandes, si ce n'est par la présence de quelques granules du type de ceux des cellules de Paneth, qui se divisent. Ceci laisse penser que les cellules de Paneth sont issues de la division des cellules souches de la base des glandes. A l'inverse des trois autres types cellulaires les cellules de Paneth ne migrent pas le long des villosités et ne sont pas éliminées au niveau de la "zone d'éjection". Elles dégénèrent sur place à la base des glandes et sont éventuellement phagocytées ("phagocytosed") par des entérocyte indifférenciés adjacents (CHENG (1974)(276)).

II.5. Théorie unitaire.

Depuis une quinzaine d'années, certains auteurs ont pensé qu'il existait dans les glandes intestinales, des cellules indifférenciées donnant naissance à plusieur types cellulaires différents (BEHNKE et MOE (1964)(89), HAMPTON (1968)(293), THROUGTON et TRIER (1969)(347), CHENG et coll.(1969)(278)). Ces cellules sont en fait les cellules souches de l'épithélium intestinal (HUGON et BORGERS (1966)(301)). La première hypothèse selon laquelle toutes les cellules épithéliales dériveraient d'une même souche cellulaire a été formulée par CORPRON (1966)(117) qui étudiait les cellules épithéliales de l'estomac du rat, de même que KATAOKA (1970)(302). MATSUYAMA et SUZUKI (1970)(320) montrent que lors de greffes pratiquées sur l'estomac de souriceaux nouveau- nés, toutes les cellules de l'épithélium dégénèrent sauf les cellules muqueuses; ensuite les cellules bordantes, endocrines et principales peuvent réapparaitre. Ils déduisent de ces observations que les cellules muqueuses sont à l'origine de tous les types cellulaires de l'épithélium de la muqueuse gastrique. Dans le colon descendant de la souris, CHANG et LEBLOND (1971)(267) mettent en évidence des cellules peu différenciées qui sont à l'origine des trois principales lignées cellulaires (les entérocytes, les cellules muqueuses et les cellules endocrines).

CHENG et LEBLOND (1974)(277) montrent que les quatre princi-

paux types cellulaires de l'épithélium de l'intestin grèle dérivent tous d'un seul type cellulaire: les "cellules souches" de la base des glandes de Lieberkühn. Quelques cellules filles issues de la division de ces cellules souches restent sur place en tant que nouvelles cellules souches indifférenciées; les autres migrent en direction de l'orifice de la glande tout en se différenciant. Dans un premier temps elles continuent à se diviser et deviennent éventuellement des entérocytes à "plateau strié" typiques, ayant perdu leur aptitude à se diviser. Quelques cellules souches par ailleurs acquièrent des globules de mucus et continuent à se diviser pour donner naissance aux cellules muqueuses caliciformes qui elles ont perdu leur pouvoir mitotique. Une proportion encore plus faible des cellules souches acquiert des granules denses et de petits amas de filaments et immédiatement après perdent leur aptitude à se diviser; elles continuent leur différenciation et deviennent les cellules endocrines. Enfin quelques cellules deviennent des cellules de Paneth; les cellules de Paneth restent à la base des glandes et après deux à trois semaines dégénèrentet meurent. Pendant ce temps les trois autres types cellulaires entreprennent leur migration vers l'orifice de la glande puis le sommet des villosités. Comme elles sont intimement associées les une aux autres par des complexes de jonction, les cellules migrent probablement ensemble, à l'unisson; ce qui fait que c'est la couche épithéliale dans son ensemble qui glisse vers la haut, le long de la membrane basale. Le fait que les temps de renouvellement de ces trois types cellulaires soient du même ordre de grandeur, va dans le sens de cette hypothèse. Une fois arrivées au sommet des villosités, les cellules sont éliminées dans la lumière intestinale au niveau de la "zone d'éjection" (CHENG et LEBLOND (1974)(277)).

III. LE GROS INTESTIN.

LEBLOND et WALKER (1956)(307) remarquent dans les glandes de Lieberkühn du gros intestin, de nombreuses mitoses tant dans des entérocytes que dans des cellules muqueuses. Ils pensent que ces cellules migrent vers la surface, d'où elles sont vraissemblablement éliminées bien qu'aucune "zone d'éjection" ne soit observée.

BERTALANFFY (1962)(261) remarque que dans le gros intestin, les mitoses se rencontrent principalement à la base des glandes de Lieberkühn.

MESSIER (1960)(324) précise que les cellules de l'épithélium des glandes de Lieberkühn du gros intestin du rat, montrent de nombreuses mitoses, particulièrement abondantes juste sous le milieu de la glande; il observe seulement quelques cellules en division à la base de la glande et aucune dans l'épithélium de surface. Il précise que, contrairement à ce qui est observé dans l'intestin grèle, où toutes les cellules semblent migrer de façon pratiquement synchrone jusqu'au sommet des villosités, dans le gros intestin les cellules migrent plus rapidement dans certaines glandes que dans d'autres; il précise que le temps de renouvellement de l'épithélium du colon est de 3 jours environ, bienque certaines cellules de la base des glandes semblent se renouveller plus lentement.

SAWICKI et coll. (1967)(336) étudiant le renouvellement de l'épithélium du colon chez le cobaye, concluent qu'il existe deux centres à intense activité mitotique dans les glandes du gros intestin: le plus important se situe à la base des glandes, l'autre, de moindre importance, se situe près de l'orifice.

CHANG et LEBLOND (1971)(267) étudiant le renouvellement de l'épithélium du colon descendant chez la souris, identifient quatre types cellulaires dans les glandes de Lieberkühn: des cellules à vacuoles ("vacuolated cells") qui sont réparties dans les deux tiers inférieurs de la glande, les entérocytes typiques ("columnar cells") qui sont localisés dans le tiers supérieur de la glande, des cellules muqueuses et des cellules argentaffines qui toutes deux sont réparties tout le long de la glande. Ils concluent que l'épithélium du colon descendant de la souris est constitué par trois lignées cellulaires:

- dans la première lignée, les cellules à vacuoles se divisent pour donner naissance à d'autres cellules à vacuoles, mais lorsqu'elles migrent vers le haut, elles perdent leurs vacuoles de même qu'elles cessent de se diviser et deviennent des entérocytes typiques;

- la deuxième lignée, les cellules muqueuses, provient des mitoses de cellules ne contenant que quelques grains de mucus, qui se transforment en cellules caliciformes lors de leur migration vers la lumière intestinale;
- la troisième lignée est constituée par les cellules argentaffines, qui ne se divisent pas et semblent avoir pour origine des cellules à vacuoles peu différenciées de la base des glandes, lesquelles donnent aussi naissance à de jeunes cellules muqueuses.

Ces trois lignées ont sans doute pour origine les mêmes cellules souches (CHANG et LEBLOND (1971)(267)).

IV. TEMPS DE RENOUVELLEMENT CELLULAIRE.

IV.1. Les principales méthodes utilisées.

IV .1.1. L'index mitotique.

Cette méthode est la plus simple; elle consiste en un comptage des cellules en division et des cellules au repos (en prenant comme point de repère les noyaux); on établit ensuite, après certaines corrections, le pourcentage de cellules en division dans le tissu considéré: c'est "l'index mitotique".

Le principal inconvénient de cette méthode est qu'elle ne donne pas directement accès au temps de renouvellement cellulaire; il faut en plus connaitre la durée de la mitose pour le type de cellule considérée, le temps de renouvellement cellulaire est alors obtenu en divisant cette durée par l'index mitotique.

IV.1.2. La méthode "de la colchicine".

Cette méthode permet d'avoir directement accès au temps de renouvellement cellulaire; elle facilite le calcul de l'index mitotique dans les tissus dont le renouvellement est lent.

On utilise la colchicine qui est un alcaloïde d'origine végétale ayant la propriété de bloquer la division cellulaire en métaphase; la dose habituellement utilisée est de 0,1 mg/kg, une dose trop faible n'induirait le blocage que d'une partie de la population cellulaire seulement, alors qu'une dose trop élevée provoquerait des destructions cellulaires; le début de l'action de la

colchicine se situe en moyenne une heure après l'injection.

Le temps de renouvellement cellulaire est obtenu en divisant le nombre d'heures écoulées entre le début de l'action de la colchicine et le moment ou l'on a sacrifié l'animal, par l'index mitotique.

IV.1.3. Le marquage cellulaire.

Les cellules sont marquées en utilisant des isotopes radioactifs entrant dans la composition de l'ADN. Cette méthode présente l'avantage de permettre de suivre les migrations cellulaires ainsi que l'élimination de ces cellules.

IV.1.4. La régénération.

On procéde d'abord à la destruction du tissu étudié (par exemple en utilisant l'irradiation par les rayons "X") puis on mesure le temps nécessaire à la régération de ce tissu. Cette méthode ne permet pas d'avoir accès au temps de renouvellement d'un type cellulaire précis mais seulement à celui de l'ensemble du tissu étudié (LEBLOND et WALKER (1956)(307))

IV.2. Résultats.

Nous avons regroupé dans les trois tableaux suivants les résultats dont nous avons pu prendre connaissance; nous indiquons à chaque fois la référence de l'article et la méthode utilisée pour ces mesures.

Les différentes méthodes utilisées seront indiquées par les signes suivants après le temps de renouvellement:

* index mitotique,

** méthode de la colchicine,

***marquage cellulaire (^{3}H thymidine).

IV.2.1. L'estomac.

populations cellulaires	espèce	temps en jours	références
cardia			
épithélium total	rat	9,1**	BERTALANFFY (1960) (260).
pré-estomac			
épithélium total	souris	5***	CREAMER et coll. (1961)(283).
fundus			
cellules de surface	rat	2,9**	STEVENS et LEBLOND (1953)(341).
cellules de surface	souris	1***	CREAMER et coll. (1961)(283).
cellules muqueuses du collet	rat	6,4**	STEVENS et LEBLOND (1953)(341).
pylore			
cellules de surface	rat	1,9**	LEBLOND et WALKER (1956)(307).
cellules de surface	souris	1***	CREAMER et coll. (1961)(283).
cellules des glandes pyloriques	rat	1,8**	LEBLOND et WALKER (1956)(307).

IV.2.2. L'intestin grèle.

populations cellulaires	espèce	temps en jours	références
duodenum			
épithélium total	rat	0,7*	LEBLOND et STEVENS (1948)(306).
épithélium total	rat	1,6**	LEBLOND et STEVENS (1948)(306).
épithélium total	chat	2,25**	Mac MINN (1954)(319).
entéracytes	souris	3,3***	CHENG et LEBLOND (1974)(273).
entéracytes	souris	2,5***	CREAMER et coll. (1961)(283).
cellules muqueuses	souris	3***	CHENG et LEBLOND (1974)(274).
cellules endocrines	souris	3,9***	CHENG et LEBLOND (1974)(275).
cellules de Paneth	souris	15,8***	CHENG et LEBLOND (1974)(276).
cellules de Paneth	souris	21,1***	CHENG et coll. (1969)(278).
jejunum			
épithélium total	rat	1,4*	WIDNER et coll. (1951)(348).
épithélium total	rat	1,3**	BERTALANFFY (1960) (260).
épithélium total	souris	1,8*	KNOWLTON et WIDNER (1950)(304).
entéracytes	souris	3,4***	CHENG et LEBLOND (1974)(273).
cellules muqueuses	souris	3***	CHENG et LEBLOND (1974)(274).
cellules endocrines	souris	4***	CHENG et LEBLOND (1974)(275).
cellules endocrines	souris	4***	FERREIRA et LEBLOND (1971)(287).
cellules de Paneth	souris	16***	CHENG et LEBLOND (1974)(276).
cellules de Paneth	souris	22,7***	CHENG et coll. (1969)(278).

populations cellulaires	espèce	temps en jours	références
<u>ileon</u>			
épithélium total	rat	0,6*	LEBLOND et STEVENS (1948)(306).
épithélium total	rat	1,4**	LEBLOND et STEVENS (1948)(306).
épithélium total	chat	2,75**	Mac MINN (1954) (319).
cellules de Paneth	souris	18,1***	CHENG et coll. (1969)(278).

IV.2.3. Le gros intestin.

populations cellulaires	espèce	temps en jours	références
<u>colon</u>			
épithélium total	rat	10**	BERTALANFFY (1960) (260).
épithélium total	rat	3***	MESSLER (1960) (324).
épithélium total	souris	1***	CREAMER et coll. (1961)(283).
<u>rectum</u>			
épithélium total	rat	6,2**	BERTALANFFY (1960) (260).
<u>anus</u>			
épithélium total	rat	4,3**	BERTALANFFY (1960) (260).

-o-o-o-

CONCLUSIONS

-o-o-o-o-

Nous avons étudié dans une première partie, l'anatomie de l'estomac et de l'intestin des animaux de laboratoire; il faut tout d'abord noter la grande unité anatomique qui existe entre ces différentes espèces, ce qui est normal car notre étude ne s'intéressait qu'à des Mammifères. Nous pouvons, néanmoins, faire ressortir quelques particularités; en premier lieu il faut mentionner la structure particulière de l'estomac chez le cobaye, le hamster, le rat et la souris, où ce viscère est nettement divisé en deux portions : le préestomac, plus ou moins développé suivant les espèces avec son épithélium de revêtement de type malpighien, et l'estomac proprement dit ou partie glandulaire, dont la structure est semblable à celle rencontrée chez les autres espèces étudiées. Quant aux différences concernant l'intestin, elles portent principalement sur les longueurs et les volumes respectifs des différentes portions; chez les carnivores, l'intestin est plus simple, le gros intestin est moins développé et les variations de volume entre les différentes portions sont moindres que chez les herbivores; chez le furet, cette simplification est poussée à l'extrême avec l'absence de caecum et un intestin dont le calibre ne varie pratiquement pas depuis le duodénum jusqu'au rectum. A l'opposé, on rencontre chez le lapin, dont l'intestin réalise le " type herbivore parfait ", un énorme développement de toutes les portions (en particulier le duodénum et le coecum), une extrême complexité du gros intestin et des formations particulières telles que l'ampoule iléale et l'appendice vermiforme.

Sur le plan des sources bibliographiques, il est à noter que si l'on trouve assez facilement des documents, souvent très précis et fort bien illustrés, concernant le chien, le chat, ainsi que le rat, le lapin et, dans une moindre mesure, la souris, la littérature est plus pauvre et souvent peu précise en ce qui concerne le cobaye, le furet et le hamster.

En revanche, nous n'avons pas retrouvé exactement les mêmes centres d'intérêt en ce qui concerne l'histologie; en effet, les études portent surtout sur le rat et la souris et dans une moindre proportion sur le lapin, parfois sur le chat et, rarement, sur le chien; quant au cobaye et au hamster, ils sont assez peu étudiés, si ce n'est dans des études comparatives; enfin, le furet n'est que rarement mentionné. Ce déséquilibre en faveur du rat et de la souris est compréhensible si l'on considère que ce sont les espèces les plus utilisées au laboratoire; mais il semble , par contre, surprenant que l'histologie du chien soit l'objet de si peu d'articles alors que c'est une des espèces les plus utilisées en expérimentation animale (avec les deux précédentes).

Quoi qu'il en soit, notre deuxième partie consacrée à l'histologie de l'estomac et de l'intestin permet là encore de mettre en évidence la grande unité de structure qui existe entre les différentes espèces; la structure typique à cinq tuniques emboîtées est rencontrée depuis l'estomac jusqu'au rectum dans toutes les espèces, et on retrouve toujours la formation caractéristiques que sont les glandes fundiques et pyloriques de l'estomac, les glandes de Lieberkühn de l'intestin et les glandes de Brünner du duodénum . La structure des villosités intestinales est constante bien que leur forme varie légèrement suivant leur localisation et suivant l'espèce considérée Les temps de renouvellement cellulaire sont également comparables et toujours très brefs (de 2 à 6 jours) sauf pour les cellules de Paneth (environ 3 semaines).

Toutefois, on peut noter quelques variations inter-spécifiques qui interviennent à deux niveaux : les principales variations concernent la répartition des différentes formations glandulaires, on retiendra l'extension relative des zones fundique et pylorique de l'estomac ou celle des glandes de Brünner du duodénum (faible chez les carnivores, plus importante chez les herbivores).

On rencontre, également, quelques variations inter-spécifiques, mais de moindre importance, dans la structure histologique de ces formations glandulaires; rappelons, par exemple, les différences de structures que l'on relève pour les glandes de Brünner : chez le cobaye les cellules composant ces glandes sont typiquement muqueuses, chez le chat , le rat et la souris

elles présentent des caractéristiques intermédiaires entre des cellules muqueuses et séreuses, enfin, chez le lapin, les glandes de Brünner sont constituées par deux types cellulaires distincts : un type muqueux et un type séreux.

Enfin, il faut savoir qu'il existe également des variations intraspécifiques portant sur la répartition des différents types cellulaires. Citons, à titre d'exemple, la muqueuse gastrique où ces études mettent en évidence qu'à quelques millimètres de distance, dans une même zone anatomique, les pourcentages des différents types cellulaires varient considérablement, ce qui fait que deux prélèvements voisins peuvent donner lieu à des lectures très différentes; ceci pose, non seulement, le problème de la précision avec laquelle doivent être effectués les prélèvements histologiques si l'on veut avoir des résultats comparables, mais encore, celui du choix judicieux de la zone de prélèvement afin que les structures histologiques normales des prélèvements effectués sur différents animaux soient identiques.

De telles précautions, basées sur une connaissance précise des tissus étudiés permettent d'exploiter avec un maximum de cohérence les résultats d'expérimentation souvent longues et coûteuses.

VU : Le Professeur de l'Ecole Vétérinaire

Rapporteur

Pr. G. VAN HAVERBEKE

VU : Le Président

Pr.A.GUILHEM

Pr André GUILHEM
Laboratoire d'Histologie
Embryologie - Cytologie
FACULTE de MEDECINE
RANGUEIL
133, route de Narbonne
31400 TOULOUSE

VU : Le Directeur de l'Ecole Vétérinaire

Pr. R. LAUTIE

VU et PERMIS d'IMPRIMER

Toulouse, le 28 - 02 - 1984

Le Président de l'Université Paul Sabatier

Pr. D. BANCEL

BIBLIOGRAPHIE

-o-o-o-

Afin de permettre une utilisation plus aisée des références bibliographiques citées, nous les présentons en trois parties :

- anatomie et ouvrages d'intérêt général,
- histologie,
- origine et renouvellement cellulaire.

ANATOMIE ET OUVRAGES D'INTERET GENERAL

1 - ADLER S.(1948) - Origin of the golden hamster, cricetus auratus, as a laboratory animal. Nature, 162, 256.

2 - ANDERSEN A.C.(1970) - The beagle as an experimental dog. Ames, Iowa State Univ. Press.

3 - ANDREWS P.L.R.(1977) - The ferret as a research and teaching animal. Zeit. für Neusuchstierkunde, 19(6), 343.

4 - ASPIOTIS N.(1960) - Le chien animal de laboratoire. Rec. Méd. Vét., 136, 109-113.

5 - AYCARDI J.(1959) - Utilisation du hamster doré dans les laboratoires. Thèse Doc. Vét., Alfort, n°27.

6 - BAER J.G.(1958) - Anatomie comparée des Vertébrés. Masson ed., Paris. 2°ed., 210p.

7 - BARONE R.(1968) - Anatomie comparée des mammifères domestiques. Laboratoire d'anatomie, Ecole National Vétérinaire, Lyon, tome III, splanchnologie.

8 - BARONE R., PAVAUX C., BLIN P.C., CUQ P.(1973) - Atlas d'anatomie du lapin. Masson ed., Paris.

9 - BEAVER B(1980) - Comparative anatomy of domestic animals. Iowa State Univ. Press, Ames, 1°ed., 209p.

10 - BONE J.F.(1979) - Animal anatomy and physiology. Reston publ. Co., Virginia, 1°ed., 560p.

11 - BOURDELLE E., BRESSOU C.(1953) - Anatomie régionale des animaux domestiques. Baillière et fils, Paris, tome IV.

12 - BRAWERS G.(1964) - Les Primates animaux de laboratoire. Thèse Doc. Vét., Alfort, n°24.

13 - BREAZILE J.E., BROWN E.M.(1976) - Anatomy of the guinea pig. Wagner and Manning ed.,San Francisco London Acad. Press.

14 - BRELAND O.P.(1953) - Mannual of comparative anatomy. Mc Graw Hill, New York, 2°ed., 256p.

15 - BROSSEAU D.(1962) - Anatomie descriptive et topographique des organes post-diaphragmatiques du hamster doré (foie, estomac, pancréas et rate). Thèse Méd. Vét.,Alfort, n°33.

16 - BROUSSAILLE M.(1951) - La souris de laboratoire et son élevage. Thèse Doc. Vét., Alfort, n°81.

17 - BURKEL F.(1951) - The golden hamster, an experimental animal for microbiological laboratory practice. Zeit. Hyg. Infektkr., 133, 160-168.

18 - CAZIEUX A.(1956) - Anatomie topographique des viscères abdominaux du lapin. Thèse Doc. Vét., Toulouse, n°44.

19 - COOK M.J.(1965) - Anatomy of the laboratory mouse. Academic Press, London, New York.

20 - CRISPENS Ch.G.(1975) - Handbook of the laboratory mouse. Ch.C. Thomas, Illinois, 1°ed., 267p.

21 - DELANEY J.P., GRIMM E.(1964) - A note on the weight of the dog stomach. Am. J. Vet. Res., 25, 1560-1561.

22 - DEMANGE M.(1952) - Contribution à la splanchnologie du furet. Thèse Doc. Vét., Lyon, n°36.

23 - DUMAS J.(1953) - Les animaux de laboratoire. Flammarion ed.. med., Paris.

24 - FRANDSO R.D.(1976) - Anatomy and physiolgy of farm animals. Lea and Febiger, Philadelphia, 2°ed., 494p.

25 - GARCIN Y.(1972) - Le talapoin *(cercopithecus talapoin)*, son intérêt au laboratoire. Thèse Méd. Vét., Lyon, n°10.

26 - GREENE E.Ch.(1968) - Anatomy of the rat. Hafner Publ. Co., New York, 2°ed., 378p.

27 - GROSSMAN M.I.(1958) - The name of the parts of the stomach. Gastroenterology, 34, 1159-1162.

28 - GUEY H.(1967) - Anatomie descriptive et topographique du peti et du gros intestin et des systèmes urinaire et surrénale chez le hamster. Thèse Doc. Vét., Alfort.

29 - GUPTA B.N.(1973) - Meckel's diverticulum in a rat. Lab. Ani. Sci., 23(3), 426-427.

30 - HOFFMANN G.(1963) - Les animaux de laboratoire. Vigot frères ed., Paris.

31 - JONES T.C.(1969) - The cat; an animal model for human disease. Comp. Path. Bull., 1, 2-4.

32 - KAMMAN J.(1955) - Anatomy of the intestin in rabbit. Sborn. Vys. Sk. Zemedeslk. Les. Fak. Brno. Ser. B., 3(24), 240-255.

33 - KING C.E., ROBINSON M.H.(1945) - The nervous mechanism of the muscularis-mucosae. Am. J. Physiol., 143, 325-335.

34 - KIRK E.G.(1910) - On the histogenesis of gastric glands. Am. J. Anat., 10, 473.

35 - KUNSTYR I., PETERS K., GARTNER K.(1976) - Investigation of the functions of the rat forestomach. Lab. Ani. Sci., 26(2), 166-170.

36 - LAGOUTTE A.(1935) - Le furet: son origine ses moeurs, son élevage, son utilisation et sa pathologie. Thèse Doc. Vét., Lyon, n°22.

37 - LAMARCHE P.(1948) - Le cobaye. Thèse Méd. Vét.,Alfort,n°25.

38 - MACHADO A.B.M., DIDIO C.J.A.(1963) - Ampulla of the terminal ileum in some brazilian Primates. Anat. Anz., 113, 45-57.

39 - MAC KIRDY H.C., MAC MILLAN J.(1971) - Spirality of the muscle layers of the intestin of rabbits. Experientia, 27, 790.

40 - MACKOVA N., HAJOVSKA B.(1973) - Topographical anatomy of the stomach and intestin of guinea pig. Folia Vétérinaria, 17(½), 123-131.

41 - MAC LEOD M.(1937) - Digestive system of cats. Vet. Med., 32, 494-498.

42 - MARIETTE C.(1938) - Le furet animal de laboratoire. Thèse Doc. Vét., Alfort, n°62.

43 - MELBY E.C., ALTMAN N.(1974) - Handbook of laboratory animal science. C.R.C. Press ed. Cleveland, 1°ed., 524p.

44 - MEYER Ch.(1970) - Un petit Primate de laboratoire, le singe écureuil *(saïmiri sciureus)*. Thèse Doc. Vét., Lyon, n°1.

45 - MICHELAT J.(1967) - Notes sur l'anatomie du lapin. Rec. Méd. Vét., Alfort, 143, 869-877.

46 - MILLER, CHRISTENSEN, EVANS (1964) - Anatomy of the dog. W.B.Saunders Company, Philadelphia, London.

47 - MITCHELL C.(1905) - On the intestinal tract of mammals. Trans. Zool. Soc. London, 17(1903-1906), 437-536.

48 - MONTAGNA (1959) - Comparative anatomy. John Wily and Son, London, 1°ed., 397p.

49 - MOREL A.(1962) - Anatomie des organes post-diaphragmatiques du lapin. Thèse Doc. Vét., Alfort, n°35.

50 - MORIN G.(1965) - Anatomie descriptive et topographique des organes post-diaphragmatiques du cobaye (foie, estomac, pancréas et rate). Thèse Doc. Vét., Alfort, n°44.

51 - NAPIER J.R.(1967) - A handbook of living primates. Acad. Press London, 1°ed., 456p.

52 - OEHMKE H.J.(1963) - Macroscopic structure of the rat'stomach. Zeit. Versuchstierk., 3, 55-62.

53 - OETTEL H.(1935) - Normal small intestin of the dog. Arch. Exp. Path. Pharm., 177, 317-342.

54 - OLDS R.J,, OLDS J.(1979) - A color atlas of the rat: dissection guide. Wolfe Med. Publ. London, 1°ed., 112p.

55 - PIERARD J.(1972) - Anatomie appliquée des carnivores domestiques: chiens et chats. Maloine ed., Paris, 249p.

56 - PONSFORD P.J., WHYLEY G.A.(1954) - The golden hamster. J. Med. Lab. Tech., 12, 142-145.

57 - RAYNAUD P.(1949) - Le hamster doré de Syrie, animal de laboratoire. Thèse Doc. Vét., Toulouse, n°52.

58 - RESOAGLI E.H., VAN REY J.P.M., GARAT C.A.(1969) - Anatomy of the white rat. Gac. Vét., 31, 599-622.

59 - SCOTT P.P.(1977) - The cat as an experimental animal. Proc. of the Royal Soc. Med., 70(1), 1-3.

60 - SHERWOOD B.R., ROWLANDS D.T., HACKEL D.B., LEMAY J.C.(1969) - The oppossum *(didelphis virginiana)* as a laboratory animal. Lab. Ani. Care, 19, 494-499.

61 - SISSON S., GROSSMAN J.D.(1975) - The anatomy of the domestic animals. Saunders Philadelphia, 5° ed., 2095p.

62 - SNIPES R.L.(1978) - Anatomy of the rabbit caecum. Anat. Embryol., 155, 57-80.

63 - SNIPES R.L.(1979) - Anatomy of the caecum of the dwarf hamster. Anat. Embryol., 157(3), 329-346.

64 - STRAUS W.L.(1936) - The thoracic and abdominal viscera of primates with special references to orang-outang. Proc. Am. Phil. Soc., 76, 1-85.

65 - TEMPLETON J.W., FLETCHER W.S.(1975) - The importance of canine species in biomedical research. Transplantation Proc., 7(3), 341-342.

66 - THIERY G., POMPIDOU A.(1971) - Considérations sur la structure spatiale de l'appendice du lapin. C. R. Anat.,152, 752-760.

67 - TITKEMEYER C.N., CAHLOUN M.L.(1955) - A comparative study of the structure of the small intestin of domestic animals. Am. J. Vet. Res., 16, 152-157.

68 - TOEPFER K.(1891) - Die Morphologie des Magen der Rodentia. Morph. Jahrbuch., 17, 380-407.

69 - VAISSAIRE J.P.(1972) - Le chien animal de laboratoire. Vigot frères ed., Paris.

70 - VICARIA FABREGA J.(1965) - Les Primates animaux de laboratoire. Vigot frères ed., Paris.

71 - VILLEMIN F.(1922) - in GROSSMAN M.I.(1958)(27).

72 - WESTPHAL W.(1950) - The golden hamster as a laboratory animal. Berl. Münch. Tierärztl. Wschr., 8, 164-165.

73 - WHITCUTT J.M., SINGER S.(1972) - The Syrian golden hamster as a laboratory animal. South. Afr. J. Med. Sci., 37, 77-84.

74 - WHITNEY A.R.J.(1973) - Laboratory primates handbook. Acad. Press, New-York, 1° ed., 169p.

75 - WILLIS L.S., BARROW M.V.(1971) - The ferret as a laboratory animal. Lab. Ani. Sci., 21(5), 712-716.

76 - WISSDORF H.(1976) - Clinical anatomy of the digestive system of dogs and cats. Kleintierpraxis, 21(7), 260-270.

77 - ZINN R.D.(1968) - The research dog. J. Am. Vet. Med. Ass., 153, 1883-1886.

-o-o-o-

HISTOLOGIE

78 - ANDERSON J.H.(1972) - Morphological study of the small intestin mucosa. Dissertation Abst. Int., 32 B(10), 6008.

79 - ANDREOZZI G., PROTO V.(1976) - Anatomia microcopica del cieco e del colon di coniglio. Acta Med. Vet., 22(½), 3-18.

80 - ANDREW W.(1959) - Textbook of comparative histology. Oxford Univ. Press, New-York, 652p.

81 - ARVY L., MORE J.(1975) - Atlas d'histologie du lapin. Maloine ed., Paris, 1°ed., 308p.

82 - AURELI G., MATERAZZI G., CALVARI R.(1962) - Morphology and chemistry of the cell of the pyloric glands of mammals. Clin., Vet. Milano, 85, 195-200.

83 - BAKER J.R.(1942) - The free border to the intestinal epithelial cells of the vertebrates. Quart. J. Micr. Sci.,84,73.

84 - BAKER J.R., MATHAN V.I., CHERIAN V.(1963) - The nature of the villi in the small intestin of the rat. Lancet, 1, 860.

85 - BALAS D.(1970) - La cellule de Paneth. Thèse Doc. Méd., Toulouse, n°101.

86 - BARRY J.(1953) - Contribution à l'étude des cellules de Paneth. C. R. Ass. Anat., 40, 818-822.

87 - BAYLE M.(1971) - Contribution à l'étude histologique et histochimique du duodenum du lapin. Thèse Doc. Vét., Toulouse, n°58.

88 - BEAMS H.W., KING R.L.(1932) - Notes on the cytology oh the parietal cells in the rat's stomach. Anat. Rec,53, 31-42.

89 - BEHNKE O., MOE H.(1964) - An electron microscopic study of mature and differenciating Paneth cells in the rat. J. Cell Biol., 22, 633-652.

90 - BENSLEY R.R.(1898) - The structure of the mammalian gastric glands. Quart. J. Micr. Sci., 41, 361-389.

91 - BENSLEY R.R.(1902) - The cardiac glands of mammals. Am. J. Anat., 2, 105-156.

92 - BENSLEY R.R.(1903) - The structure of the glands of Brünner. The decenial Publ., Univ. Chicago, 10, 279.

93 - BERGER E.(1934) - The distribution of parietal cells in the stomach. An histographic study. Am. J Anat., 54, 87.

94 - BIERRING F.(1962) - Electron microscopic observations on the mucus production in human and rat intestinal goblet cells. Acta Path. Micr. Scand., 54, 241-252.

95 - BLANK O.E.(1950) - Anhistological study of the alimentary canal of the cotton rat, *sigmodon hispidus*. Anat. Rec., 108, 421-440.

96 - BLOOM W., FAWCETT D.W.(1962) - A textbook of histology. W.B. Saunders Company ed., Philadelphia, London, 9°ed..

97 - BOTHA G.S.M.(1958) - Histological observation on the gastro-oesophagal junction in the rabbit. J. Anat. London, 92, 441-446.

98 - BOTHA G.S.M.(1958) - Comparative anatomy of the cardio-oesophagal region. Acta Anat., in BOTHA (1958) 97).

99 - BOWIE D.J.(1940) - The distribution of the chief or pepsin forming cells in the gastric mucosa of the cat. Anat. Rec., 78, 9-17.

100 - BRALOW S.P., KOMAROV S.A.(1962) - Parietal cell mass and distribution in stomach of wistar rats. Am. J. Physiol., 203, 550-552.

101 - BRETTAVER J., STEINACH S.(1857) - Untersuchungen über das Cylinderepithelium der Darmzotten und seine Beziehungen Fettresorption. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. Math, Naturwiss., 23, 303.

102 - BROWN A.L.(1962) - Microvilli of the human jejunum epithelial cells. J. Cell Biol., 12, 623.

103 - BRUCKE E.(1854) - Uber die Chylusgefässe und die Resorption des Chylus. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math. Naturwiss., 6, 99.

104 - BRUNNER J.C.(1688) - De glandularis in intestino duodeni hominis detectis. Dissertation, Heidelberg, in GROSSMAN (1958)(146).

105 - CADE A.(1901) - Etude de la constitution histologique normale et de quelques variations fonctionnelles et expérimentales des éléments sécréteurs des glandes gastriques du fondus chez les mammifères. Arch. Anat. Micr., 4,1-86.

106 - CAPELLA C.E., SOLCIA E., VASSALO G.(1969) - Idntification of six types of endocrine cells in the gastrointestinal mucosa of the rabbit. Arch. Histol. Jap., 30, 479-495.

107 - CARLTON A.(1935) - The distribution of Brünner's glands in the duodenum of mammals. Proc. Zool. Soc., London, 2, 385-390.

108 - CARR K.E., TONER P.G.(1968) - Scanning electron microscopy of rat intestinal villi. Lancet, 570-571.

109 - CASTELLANT J.(1898) - Topographie des glandes de Brünner. Bibliogr. Anat., 6, 226-236.

110 - CASTELLANT J.(1898) - Quelques recherches sur les glandes de Brünner. Thèse Doc. Méd., Lille.

111 - CECIO A., DEMASI R.V., ANDRIA G.(1968) - Rilievi submicroscopici biochimici e funzionali sul brush border intestinale di ratto. Atti Soc. Ital. Sci. Vet., 22, 156-160.

112 - CECIO A., DEMASI R.V.(1970) - Aspetti ultrastructurali del epithelio intestinale assorbente del ratto nel corso del differenziamento postnatale. Atti Soc. Ital. Sci. Vet., 23(1969), 263-271.

113 - CHEVREMONT M.(1956) - Notions de cytologie et d'histologie. Desoer Liège, 1°ed., 994p.

114 - CHOWDHURY A.K.(1961) - Acid secreting zones in the rabbit stomach. Sci. Cult., 6(GB 27), 306-307.

115 - COCHRANE W., DAVIES D.V., PALFREY A.J., STOCKWELL R.A.(1964) - The histochemistry and electron microscopy of Brünner's glands in the guinea pig. J. Anat. London, 98, 1-10.

116 - CORDIER R.(1923) - Contribution à l'étude de la cellule de Paneth. C. R. Soc. Biol., 88, 1227-1230.

117 - CORPRON R.(1966) - The ultrastructure of the gastric mucosa in normal and hypophysectomized rats. Am. J. Anat., 118, 53-90.

118 - CORSET J.(1960) - Histologie animale. Boubée et Cie, Paris, 192p.

119 - COX A.J., BARNES V.R.(1945) - Experimental hyperplasia of the stomach mucosa. Proc. Soc. Exptl. Biol. Med.,60, 118.

120 - CREAMER B.(1967) - Panet cell function. Lancet, Feb. 11th, 314-316.

121 - CZYBA J.C., GIROD C.(1979) - Histologie. Simep ed., 3°ed..

122 - DAWSON A.B.(1944) - A note on the argentallin cells of the gastric mucosa of the rat. Anat. Rec., 89, 287-294.

123 - DAWSON A.B.(1945) - Argentaffin cells of gastric mucosa of the rabbit, guinea pig, mouse and hamster. Anat. Rec., 91, 53-63.

124 - DAWSON A.B.(1948) - Argentophile and argentaffin cells in gastric mucosa of the rat. Anat. Rec., 100, 319-327.

125 - DELLMANN H.D.(1971) - Veterinary histology, an outline text atlas. Lea and Febiger Philadelphia, 1°ed., 305p.

126 - DESCHNER E.E.(1967) - Observations on the Paneth cells in human ileum. Exp. Cell Res., 49, 624-628.

127 - DUBREUIL G., CANIVENC R.(1967) - Manuel théorique et pratique d'histologie. Vigot frères ed., Paris, 6°ed., 817p.

128 - DUNN J.S.(1967) - The fine structure of the absorptive epithelial cells of the developing small intestin of the rat. J. Anat. London, 101, 57-68.

129 - EICHOLTZ A., CRANE R.K.(1965) - Study on the organization of the brusch border in intestinal epithelial cells. J. Cell Biol., 26, 687-691.

130 - ELIAS H.(1947) - Duodenal glands in domestic animals. Am. J. Vet. Res., 8, 311-313.

131 - FAULK W.P.(1970) - Peyer's patches morphologic studies. Cell Immunol., 1, 500.

132 - FEIREIRA M.H., LEBLOND C.P.(1971) - Argentaffin and other "endocrin" cells of the small intestin in the adult mouse; I. Ultrastructure and classification. Am. J. Anat., 131, 315-330.

133 - FICHTELIUS K.E.(1968) - The gut epithelium, a first level lymphoïde organ? Expl. cell Res., 49, 87-104.

134 - FLOREY H.W.(1960) - Electron microscopic observations on the rat's colon. Quart. J. Exp. Physiol., 45, 329-336.

135 - FORSSMANN W.G., ORCI L., PICTET R., RENOLD A.E., ROUILLER C. (1969) - The endocrin cells in the epithelium of the gastrointestinal mucosa of the rat; an electron microscopic study. J. Cell Biol., 40, 692-715.

136 - FORSTNER J.F., JABBAL I., FORSTNER G.G.I.(1973) - Goblet cell mucin of the rat small intestin; chemical and physiological characterization. Canad. J. Biochem., 51(8), 1154-1166.

137 - FREEMAN J.A.(1966) - Goblet cell fine structure. Anat. Rec., 154, 121-148.

138 - FRIEND D.S.(1965) - The fine structure of Brünner's glands in the mouse . J. Cell Biol., 25, 563-576.

139 - FUJII R.(1972) - Quantitation of the number of villi and crypts in the intestin of rodent animals. Experientia, 28(10), 1209-1210.

140 - FUNKE O.(1856) - Beitrage zum Physiologie der Verdannung; II. Durchgang des Fettes durch das Darmepithelium. Z. Wiss. Zool., 7, 315.

141 - GALEATI (1748) - in BAYLE (1971)(87).

142 - GEISSEL V., DVORAK E.(1963) - Die duodenaldrüsen des Kaninchen. Proc. 17th World Vet. Congress, Hanovre, 1, 153-156.

143 - GOLGI C.(1909) - Sue la fine particularité de structure de l'épithélium de la muqueuse gastrique et intestinale de quelques vertébrés. Arch. Ital. Biol., 51, 213-245.

144 - GRANGER B., BAKER R.F.(1949) - Electron microscopic investigation of the striated border of intestinal epithelium. Anat. Rec., 103, 459.

145 - GRANGER B., BAKER R.F.(1950) - Electron microscopic investigation of striated border of intestinal epithelium. Anat. Rec., 107, 423.

146 - GRAU H., WALTER P.(1975) - Précis d'histologie et d'anatomie microscopique des animaux domestiques. Vigot frères, Paris, 1°ed., 188p.

147 - GROSSMAN M.I.(1958) - The glands of Brünner. Physiol. Rev., 38, 675-690.

148 - HALLY A.D.(1958) - The fine structure of Paneth cell. J. Anat. L., 92, 268-276.

149 - HALLY A.D.(1959) - The fine structure of gastric parietal cell of the mouse. J. Anat. L., 93, 217-228.

150 - HAMPTON J.C.(1960) - Electron microscopic study of mouse colon. Dis. Colon and Rectum, 3, 423-440.

151 - HANSKY J., Mc NAUGHTAN J., NAIRN R.C.(1972) - Distribution of "G cell" in the canine gastrointestinal tract. Aust. J. Exp. Biol. Med. Sci., 50, 391-394.

152 - HAYWARD A.F., JOHNSON H.S.(1961) - The fine structure of the epithelium of the colon in the mouse. Scot. Med. J., 6, 416-425.

153 - HAYWARD A.F.(1967) The fine structure of gastric epithelial cells in the suckling rabbit with particular references to the parietal cells. Z. Zellforsch. 78, 474-483.

154 - HEBEL R., STOMBERG M.W.(1978) - Anatomy of the laboratory rat. Williams and Wilkins Company, Baltimore, 173p.

155 - HEIDENHAIN R.(1888) - Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut. Pflügers Arch. Ges. Physiol., 43, 1.

156 - HELLENDER H.F., ECKHOLM R.(1959) - Ultrastructure of epithelial cells in the fundus glands of the mouse gastric mucosa. J. Ultrastr. Res., 3, 74-83.

157 - HELLENDER H.F.(1961) - Apreliminary note on the ultrastructure of the mouse gastric mucosa. J. Ultrastr. Res., 5, 257-262.

158 - HELLENDER H.F.(1962)-Ultrastructure of fundus glands of the mouse gastric mucosa. J. Ultrastr. Res., 6 suppl.4, 123p.

159 - HELLENDER H.F.(1964) - Ultrastructure of secretory cells in the mouse gastric mucosa. J. Ultrastr. Res., 10, 145-159.

160 - HELLENDER H.F.(1964) - Ultrastructure of gastric fundus glands of refed mice. J. Ultrastr. Res., 10, 160-175.

161 - HENLE J.(1837) - Symbolae ad anatomiam villorum intestinalium imprimis eorum epithelii et vasorum lacteorum. Berlin, in ZETTERQUIST (1956)(257).

162 - HENRIKSON R.C.(1973) - Ultrastructural aspects of mouse cecal epithelium. Z. Zellforsch., 140, 445-449.

163 - HILTON W.(1902) - Morphology and developement of intestinal folds and villi in vertebrates. Am. J. Anat., 1, 458-491.

164 - HINTESCHE E., ANDEREGG P.(1938) - Histophysiologische Studien an dem Panethschen Zellen. Z. Mikr. Anat. Forsch., 43, 143-152.

165 - HOGBEN C.A.M., KENT T.H., WOODWARD P.A., SILL A.J.(1974) - Quantitative histology of the gastric mucosa in man, dog, cat, guinea pig and frog. Gastroent., 67(6), 1143-1154.

166 - HOLLMANN K., HAGUENAU F.(1961) - Sur l'ultrastructure de la cellule à mucus de l'épithélium rectal du rat. C. R. Soc. Biol., 155, 1780-1789.

167 - HOLLMANN K.(1963) - The fine structure of the goblet cells in the rat intestin. Ann. New-York Acad. Sci., 106, 545-554.

168 - HOOVER W.H., MANNINGS C.L., SHEERIN H.E.(1969) - Observations on digestion in the golden hamster. J. Ani. Sci., 28, 349-352.

169 - ISOMAKI A.M.(1962) - Electron microscopic observations on a special cell type in the gastro intestinal epithelium of some laboratory animals. Acta Path. Microbiol. Scand., suppl.154, 115-118.

170 - ISOMAKI A.M.(1973) - A new cell type ("tuft cell") in the gastro intestinal mucosa of the rat. Acta Path. Microbiol. Scand., suppl.240, 66p.

171 - ITO S., WINCHESTER R.J.(1963) - The fine structure of the gastric mucosa in the bat.*(myotis lucifugus lucifugus)* J. Cell Biol., 16, 541.

172 - ITO S.(1965) - The enteric surface coat on cat intestinal microvilli. J. Cell Biol., 27, 475-490.

173 - JOHNSON F.R., Mc MINN R.M.H.(1970) - Microscopic structure of the pyloric epithelium of the cat. J. Anat.,107,68-86.

174 - KASK A.(1938) - Study of surface and glandular region of the stomach of dogs and cats. Aastar. Akad. Loomaarst. Seltsi., Tartu, 2, 15-17.

175 - KLEIN S.(1906) - On the nature of the granule cell of Paneth in the intestinal glands of mammals. Am. J. Anat., 5, 315-329.

176 - KÖLLIKER A.(1856) - Nachweiss eines besonderen Baues der Cylinderzellen des Dünndarms. Verk. Physik. Med. Ges. Würzburg, 6, 253. in ZETTERQUIST (1956)(257).

177 - KOVACIC S.V.(1959) - Histology of the anterior part of the digestive tract of carnivores. Zooiatria Santiago, 9,(31, 34), 60-66.

178 - KRAEHENBUHL J., GLOOR E., BLANC B.(1966) - Comparative morphology and developement of the intestinal mucous membrane in newborn rats and rabbits. Z. Zellforsch. Mikr. Anat., 70, 209-219.

179 - KUCZYNSKI A.(1890) - Int. Mschr. Anat. Physiol., 7, 419. in GROSSMAN (1958)(147).

180 - KUROHMARU M., NISHIDA T., MOCHIZUKI K.(1979) - Morphological changes of developing duodenal villi in golden hamster. Jap. J. Vet. Sci., 41(2), 151-165.

181 - KUROSUMI K., SHIBASAKI S., UCHIDA G., TANAKA Y.(1958) - Electron microscopic studies on the gastric mucosa of normal rats. Arch. Histol. Jap., 15, 587.

182 - KYRKLUND K.(1886) - Studien über Fettresorbtion im Dünndarm. Helsingfors., in ZETTERQUIST (1956)257).

183 - LANDBOE-CHRISTENSEN E.(1944) - Acta Path. Microbiol. Scand., suppl.52, 1. in GROSSMAN (1958)(147).

184 - LANDBOE-CHRISTENSEN E.(1944) - Acta Path. Microbiol. Scand., 21, 374. in GROSSMAN (1958)(147).

185 - LANDBOE-CHRISTENSEN E.(1944) - The duodenal glands of Brünner in man, their distribution and quantity; an anatomic study Copenhagen, E. Munksg.London, Oxford Univ. Press . in GROSSMAN (1958)(147).

186 - LANGLEY J.N.(1881) - On the histology of the mammalian gastric glands and the relation of pepsin to the granules of the chief cells. J. Physiol., GB, 3, 269-275.

187 - LATIMER H.B., SAWIN P.B.(1961) - Morphogenetic study of the rabbit XXX; measurements of the digestive tube and of its parts. Anat. Rec., 141, 267-274.

188 - LAUWERS H.(1971) - Paneth's cell in animals. Vlaams Diergeneesk. Tijdschr., 40, 195-208.

189 - LAWN A.M.(1960) - Observation on the fine structure of the gastric parietal cell of the rat. J. Biophysic. Bioch. Cytol., 7, 161.

190 - LECHAGO L., BENCOSME S.A.(1970) - Endocrine-like cells of dog gastric fundus, pylorus and duodenum. Lab. Invest. (Proc.), 22, 504.

191 - LEESON C.R., LEESON T.S.(1966) - The fine structure of Brünner's glands in the rat. Anat. Rec., 156, 253-268.

192 - LEESON C.R., LEESON T.S.(1967) - The fine structure of Brünner's glands in the rabbit. Anat. Rec., 159, 409-420.

193 - LIEBERKÜHN (1760) in BAYLE (1971)(87).

194 - MAC CABE D.R., KENT T.H., HOGBEN C.A.M.(1969) - Distribution and weights of various cell types in the rat stomach. Anat. Rec., 163, 555-562.

195 - MALPIGHI (1698) in BAYLE (1971)(87).

196 - MARKS I.N.(1957) - The effects of prolongated histamine stimulation on the parietal cell population and the secretory function of the guinea pig. Quart. J. Exptl. Physiol. 42, 130.

197 - MARKS I.N., KOMAROV S.A., SHAY H.(1958) - Acid secretory responses to histamine and the parietal cell mass in the dog. AM; J. Physiol., 195, 528.

198 - MARTIN B.F.(1954) - Serous cells in Brünner's glands of the rabbit. Nature, 174, 1195.

199 - MATHAN M., MOXER P.C., TRIER J.S.(1976) - Morphogenesis of foetal rat duodenal villi. Am. J. Anat., 146, 73-92.

200 - MENZIES G.(1958) - Observations on the developemental cytology of the fundic region of the rabbit's stomach with particular references to the peptic cells. Quart. J. Micr. Sci., 12, 485-496.

201 - MIDDELDORF A.T.(1846) - Disquistio de glandularis Brunnianis. Vratislavia. in GROSSMAN (1958)(147).

202 - MIRAGLIA T., LEDOUX L., CASTELO BRANCO A.L.(1967) - Histological and histochemical data on the intestinal tract of the marmoset. Acta Anat. Suisse, 68, 459-472.

203 - MIYAGAWA Y.(1920) - The exact distribution of the gastric glands in man and in certain animals. J. Anat. London? 55, 56-61.

204 - MOE H.(1955) - On goblet cells, especialy of the intestin of some mammalian species. Int. Rev. Cytol., 4, 299-334.

205 - MOE H.(1960) The ultrastructure of Brünner's glands of the cat. J. Ultrastr. Res., 4, 58-72.

206 - MOE H.(1963) - A quantitative study of the occurence of goblet cells in the small intestin of the cat. Ann. New-York Acad. Sci., 104, 518-544.

207 - MOE H.(1968) - The goblet cells, Paneth cells and basal granular cells of the epithelium of the intestin. Int. Rev. Gen. Exper. Zool., 3, 241-287.

208 - MOHIUDDIN A.(1966) - Blood and lymph vessels in the jejunal villi of the rat. Anat. Rec., 156, 83-90.

209 - MOLS G.(1930) - Recherches cytologiques et expérimentales sur les cellules de Paneth (souris). Arch. Biol., Liège, 40, 11-150.

210 - MORE J.(1969) - Contribution à l'étude histologique et histochimique de l'estomac du lapin domestique (*oryctolagus cuniculus*). Rech. Vét., 2, 1-26.

211 - MUKHERJEE T.M., WILLIAMS A.W.(1967) - A comparative study of the ultrastructure of microvilli in the epithelium of small and parge intestin of mice. J. Cell Biol., 34, 447-461.

212 - NICOLAS A.(1891) - Recherches sur l'épithélium de l'intestin grèle. Int. Mschn. Anat. Physiol., Leipzig, 8, 1.

213 - OGATA T., MURATA M.(1969) - Scanning electron microscopic study on the rat gastric mucosa. Tohoku. J. Exp. Med., 99, 65.

214 - OHKAWA H., PROSSER C.L.(1972) - Functions of neurones in enteric plexus of cat's intestin. Am. J. Physiol., 222(6), 1420-1426.

215 - OI M., SUGIMARA T., MOTOGAMA A., KAWAMURA M., KOMATSU S., TORIUMI T.(1958) - Distribution of parietal cells of stomach in animals: dog, cat, rabbit, guinea pig and rat. Jikei. Med. J., 5, 67-95.

216 - OPPEL A.(1897) - Lehrbuch der vergleichenden Mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. in grossman (1958)(147).

217 - PALAY S.L., KARLIN L.J.(1959) - An electron microscopic study of the intestinal villi: I. the fasting animal. J. Biophys. Biochem. Cytol., 5, 363-372.

218 - PANETH (1888) - Über des secrenirenden Zellen des Dünndarm-epithelium. Arch. Mikr. Anat., 31, 113-191.

219 - PARAKKAL A.(1967) - An electron microscopic study of oesophagal epithelium in the newborn and adult mouse. Am. J. Anat., 121(2), 175-195.

220 - PEARSE A.G.E.(1967) - Histology and cytochemistry of the cells of the small intestin in relation to absoption. Br. Med. Bull., 23, 217-222.

221 - PFEIFFER C.J.(1970) - Gastric surface morphology in man, monkey and ferret; evidences for,in situ, surface cell degeneration. Expl. Molec. Path., 13, 319-328.

222 - PODDAR S.(1976) - Morpkological and histological study of the gastro intestinal tract of the ferret. Acta Anat., 96, 321-334.

223 - POIRIER J., RIBADEAU DUMA J.L.(1974) - Abrégé d'histologie. Masson éd., Paris, 1°ed., 248p.

224 - POIRIER J., CHEVREAU J.(1975) - Feuillets d'histologie humaine. Maloine éd., Paris, 738p.

225 - PRADAL G.(1969) - Recherches cytophysiologiques sur la muqueuse gastrique du lapin. Thèse Doct. ès Sci.,Nantes,253p.

226 - RAGINS H., DITTBRENNER M., DIAZ J.(1964) - Comparative histochemistry of the gastric mucosa; a survey of the common laboratory animals and man. Anat. Rec., 150, 179-193.

227 - RATZENHOFER M., LEB D.(1965) - Über die Feinstructure der Argentaffinen und der anderen Erscheinungsformen der "Hellen Zellen" Feyrters im Kaninchen Magen. Z. Zellforsch. Mikr. Anat., 67, 113-150.

228 - READ A.M., JOHNSTONE F.R.C.(1961) - The distribution of parietal cells in the gastric mucosa of the cat. Anat. Rec., 139, 525-530.

229 - RITCHIE W.P.J., BARZILAI A., DELANEY J.P.(1966) - Mucosal cellular population and distribution in the normal canine stomach. Anat. Rec., 155, 111-115.

230 - SCHOFIELD G.(1951) - The argentaffin cells of the small intestin of the guinea pig. Acta Anat., 11, 414-430.

231 - SCHOFIELD G.(1952) - Argentaffin and mucous cells of the small and large intestin of the mouse. Acta Anat., 16, 1-15.

232 - SCHOFIELD G.(1953) - Argentaffin and mucous cells of the human intestin. Acta Anat., 18, 256-272.

233 - SCHOFIELD G., SILVA D.G.(1968) - The fine structure of enterochromaffin cells in the mouse colon. J. Anat. London, 103(1), 1-14.

234 - SCHULZE F.(1867) - Epithel und DrÜsenZellen. Arch. Mikr. Anat. Entwicklungsmech., 3, 137-203. in FREEMANN(1966)(137)

235 - SCHWALBE G.(1872) - Beiträge zur Kenntnis der Drüsen in den Darmwandungen insbesondere der Brünnerschen Drüsen. Arch. Mikr. Anat., 8, 92-139. in HALLY (1958)(148).

236 - SEDAR A.W.(1955) - Fine structure of parietal cells. Anat. Rec., 121, 365. (résumé)

237 - SELTZMAN H.M., LIEBELT R.A.(1962) - Paneth cell granules of mouse intestin. J. Cell Biol., 15, 136.

238 - SILVA D.G., SCHOFIELD G.(1966) - The ultrastructure of argentaffin cell in the distal part of the mouse colon. J. Anat., 100, 949.

239 - SILVA D.G.(1966) - The fine structure of multivesicular cells with large microvilli in the epithelium of the mouse colon. J. Ultrastr. Res., 16, 693.

240 - SMITH, CALHOUN (1970) - Microscopic anatomy of the dog; a photographic atlas. Ch. Thomas Publ., U.S.A..

241 - SOLCIA E., VASSALLO G., SAMPIETRO R.(1967) - Endocrin cells in the antropylorique mucosa of the stomach. Z. Zellforsch. Mikr. Anat., 81, 474-486.

242 - STEPHENS R.J., PFEIFFER C.J.(1968) - Ultrastructure of the gastric mucosa of normal laboratory ferrets. J. Ultrastr. Res., 22, 45-62.

243 - TAYLOR J.(1959) - Observations on the ultastructure of the goblet cells of rat's duodenum. Anat. Rec., 133, 434.

244 - TRAUTMANN A., FIEBIGER J.(1952) - Fundamentals of the histology of domestic animals. Cornstock Publ. Ass. Ed., Ithaca, New-York.

245 - TRIER J.S.(1969) - The surface coat of gastrointestinal epithelial cells. Gastroenterology, 56, 618-621.

246 - VAISSALIO V.T.(1969) - Ultrastructure of Brünner's glands cells of the dog. Scand. J. Gastroent., suppl.2 .

247 - VAN LENNEP E.W.(1962) - Histology of the mucosa of the small intestin of the long nosed bandicoot *(marsupalia peraneles nasuta geaffreri)*. Acta Anat., 50, 73-89.

248 - VAN LENNEP E.W.(1964) - Ultrastructure of the intestinal epithelium in the bandicoot. Z. Zellforsch. Mikr. Anat., 62, 485-494.

249 - VASSALIO G., SOLCIA E., CAPELLA C.(1969) - Light and electron microscopic identification of several types of endocrin cells in the gastrointestinal mucosa of the cat. Z. Zellforsch. Mikr. Anat., 98, 333-356.

250 - VIAL J.D., ORREGO H.(1960) - Electron microscopic observations on the fine structure of the parietal cells. J. Biophy. Biochem. Cytol., 7, 367.

251 - VON WITTICH W.(1857) - Beiträge zum Frage der Fettresorption. Virchows. Arch. Path. Anat. Physiol., 11, 37. in ZETTERQUIST (1956)(257).

252 - WARREN R.(1939) - Serosal and mucosal dimensions at different levels of dog's small intestin. Anat. Rec., 75, 427-437.

253 - WEISS L., GREEP R.O.(1977) - Histology. Mc Grawhill, New-York, 4°ed., 1209p.

254 - WEPFER J.J.(1679) - Cicutae aquaticae historia et noxae. Basileae. in GROSSMAN (1958)(147).

255 - WHEELER H.J., WHEELER J.H.(1964) - Comparative study of Paneth cells in vertebrates. Anat. Rec., 148, 350 (résumé)

256 - WOLFF H.(1961) - Brünnerschen Drüsen des Kaninchen. Z. Zellforsch., 53, 829-856.

257 - ZETTERQUIST H.(1956) - The ultrastructural organisation of the columnar absorbing cell of the mouse jejunum. Thèse, Aktiebolaget Godvil., Stockohlm.

ORIGINE ET RENOUVELLEMENT CELLULAIRE

258 - ALTMANN G.G., ENESCO M.(1967) - Cell number as a measure of distribution and renewal of epithelial cells in the small intestin of growing and adult rats. Am. J. Anat., 120, 319-336.

259 - BERTALANFFY F.D., NAGY K.(1958) - The mitotic activity and renewal rate of human duodenum epithelium. Acta Anat., 130, 271-272. (résumé)

260 - BERTALANFFY F.D.(1960) - Mitotic rates and renewal times of digestive tract epithelium in the rat. Acta Anat., 40, 130-138.

261 - BERTALANFFY F.D.(1962) - Cell renewal in teh gastrointestinal tract of man. Gastroenterology, 43, 472-475.

262 - BERTALANFFY F.D., LAU C.(1962) - Cell renewal. Int. Rev. Cytol., 13, 357-366.

263 - BIZZOZERO G.(1888) - Über die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. Arch. Mikr. Anat., 33, 216-246.

264 - BIZZOZERO G.(1892) - Über die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. Arch. Mikr. Anat., 40, 325-375.

265 - CAIRNIE A.B.(1965) - Cell proliferation studies in the intestinal epithelium of the rat. Exp. Cell Res., 39, 528-538.

266 - CAIRNIE A.B.(1970) - Renewal of goblet and Paneth cells in the small intestin. Cell Tissue Kinet., 3, 35-45.

267 - CHANG W.W.L., LEBLOND C.P.(1971) - Renewal of the epithelium in the descending colon of the mouse. I. presence of three cell populations: vacuolated-columnar, mucous and argentaffin. Am. J. Anat., 131, 73-100.

268 - CHANG W.W.L., LEBLOND C.P.(1971) - Renewal of the epithelium in the descending colon of the mouse. II. renewal of argentaffin cells. Am. J. Anat., 131, 101-110.

269 - CHANG W.W.L., LEBLOND C.P.(1971) - Renewal of the epithelium in the descending colon of the mouse. III. diurnal changes in cell proliferation in colon. Am. J. Anat., 131, 111-119.

270 - CHENG H.(1969) - Renewal of Paneth cells in the mouse intestin. Anat. Rec., 163, 168. (résumé)

271 - CHENG H., MERZEL J.(1971) - The renewal pattern of argentaffin and related cells in the small intestin of the mouse. Anat. Rec., 169, 294. (résumé)

272 - CHENG H.(1972) - Evidences in support of the unitarian hypothesis for the origin of the four main types of epithelial cells in the mouse small intestin. Anat. Rec., 172, 288-289. (résumé)

273 - CHENG H., LEBLOND C.P.(1974) - Origin, differentiation and renewal of the four main epithelial cell types in the mouse small intestin. I. columnar cell. Am. J. Anat., 141, 461-480.

274 - CHENG H.(1974) - Origin, differentiation and renewal of the four main epithelial cell types in the mouse small intestin. II. mucous cell. Am. J. Anat., 141, 481-502.

275 - CHENG H., LEBLOND C.P.(1974) - Origin, differentiation and renewal of the four main epithelial cell types in the mouse small intestin. III. entero-endocrin cell. Am. J. Anat., 141, 503-520.

276 - CHENG H.(1974) - Origin, differentiation and renewal of the four main epithelial cell types in the mouse small intestin. IV. Paneth cell. Am. J. Anat., 141, 521-536.

277 - CHENG H., LEBLOND C.P.(1974) - Origin, differentiation and renewal of the four main epithelial cell types in the mouse small intestin. V. unitarian theory of the origin of the four epithelial cell types. Am. J. Anat., 141, 537-562.

278 - CHENG H., MERZEL J., LEBLOND C.P.(1969) - Renewal of the Paneth cells in the small intestin of the mouse. Am. J. Anat., 126, 507-526.

279 - CHLOPKOW A.(1928) - Einige neue Daten zur Frage von der Struktur der Schlussleisten und Becherzellzn des Darmepithels bei Säugetieren. Z. Zellforsch., 7, 502-512.

280 - CLARKE R.(1970) - Mucosal architecture and epithelial cell production rate in the small intestin of the rat. J. Anat. London, 107, 519-529.

281 - CLARKE R.(1970) - The duration of mitosis in the crypts of Lieberkühn of the terminal ileum of the albino rat. Cell Tissue Kinet., 3, 27-34.

282 - COLE J.W., Mc KALEN A.(1961) - Observations of cell renewal in human rectal mucosa in vivo with thymidine H^3. Gastroenterology, 41, 122.

283 - CREAMER B., SHORTER R.G., BAMFORTH J.(1961) - The turnover and shedding of the epithelial cells. I. the turnover. Gut, 2, 110-118.

284 - DESCHNER E.E., LIPKIN M.(1966) - An autoradiographic study of the renewal of argentaffin cells in human rectal mucosa. Exp. Cell Res., 43, 661-665.

285 - DEVIK F., IVERSEN O.H.(1970) - Observations on the generation time of Paneth cell in mice. Virchows Arch. Abt. B. Zellpath., 4, 191-195.

286 - EDWARDS J.H., KLEIN R.E.(1961) - Cell renewal in adult mouse tissues. Am. J. Path., 38, 437.

287 - FERREIRA M.N., LEBLOND C.P.(1971) - Argentaffin and other "endocrin" cells of the small intestin in the adult mouse. II. Renewal. Am. J. Anat., 131, 331-352.

288 - FRANKFURT O.S.(1967) - Cell proliferation and differentiation in the squamous epithelium of the forestomach of the mouse. Exp. Cell Res., 46, 603-606.

289 - FRIEDMAN N.B.(1945) - Cellular dynamics in the intestinal mucosa: the effect of irradiation on epithelial maturation and migration. J. Exp. Med., 81, 553-558.

290 - GALJAARD H., VAN DER MEER-FIEGGEN W., GIESEN J.(1972) - Feetback control by functionnal villus cells on cell proliferation and maturation in intestinal epithelium. Exp. Cell Res., 73, 197-207.

291 - GRANT R.(1945) - Rate of remplacement of the surface epithelial cells of the gastric mucosa. Anat. Rec.,91,175-186.

292 - HAGEMANN R.E., SIGDESTAD C.R., LESHER S.(1970) - A quantitative description of the intestinal epithelium of the mouse. Am. J. Anat., 129, 41-52.

293 - HAMPTON J.C.(1968) - Further evidences for the presence of a Paneth cell progenitor in the mouse intestin. Cell Tissue Kinet., 1, 309-317.

294 - HART I.R., KIDDER D.E.(1978) - The quantitative assessement of normal canine small intestin mucosa. Res. Vet. Sci., 25(2), 163-167.

295 - HAYWARD A.F.(1967) - The ultrastructure of developing gastric parietal cells in the foetal rabbit. J. Anat., 101, 69-81.

296 - HELLENDER H.F.(1973) - Morphological studies on the developement of the rat colonic mucosa. Acta Anat.,85,153-176.

297 - HERTZOG A.J.(1937) - The Paneth cell. Am. Path., 13, 351-361.

298 - HUGHES W.L., BOND V.P., BRECHER G., CRONKITE E.P., PAINTER R.B., QUASTLER H., SHERMAN F.G.(1958) - Cellular proliferation in the mouse as revealed by autoradiography with tritiated thymidine. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.,44,476.

299 - HUNT T.E.(1952) - Mitotic activity in the gastric glands of the rat. Anat. Rec., 112, 346. (résumé)

300 - HUNT T.E.(1954) - Anat. Rec., 118, 392. in LEBLOND, WALKER (1956)(307).

301 - HUGON J., BORGERS M.(1966) - Ultrastructural and cytochemical studies on Karyolytic bodies in the epithelium of the duodenal crypts of the whole body X-irradiated mice. Lab. Invest., 15, 1528-1543.

302 - KATAOKA K.(1970) - Electron microscopic observations on cell proliferation and differentiation in the gastric mucosa of the mouse. Arch. Histo. Jap., 32, 251-273.

303 - KATAOKA K.(1970) - The fine structure of the proliferative cells of the mouse intestin as revealed by electron microscopic autoradiography with H^3 thymidine. Z. Zellforsch., 103, 170-178.

304 - KNOWLTON N.P., WIDNER W.R.(1950) - The use of X rays to determine the mitotic and intermitotic time of various mouse tissues. Cancer Res., 10, 59-63.

305 - KOVACS L., POTTEN C.S.(1973) - An estimation of proliferative population size in stomach, jejunum and colon of D.B.A.Z. mice. Cell Tissue Kinet., 6, 125-134.

306 - LEBLOND C.P., STEVENS C.E.(1948) - The constant renewal of the intestinal epithelium in the albino rat. Anat. Rec., 100(3), 357-371.

307 - LEBLOND C.P., WALKER B.E.(1956) - Renewal of cell population. Physiol. Rev., 36, 255.

308 - LEBLOND C.P., MESSIER R.(1958) - Renewal of chief cells and goblet cells in the small intestin as shown by radioautography after injection of thymidine H^3 into mice. Anat. Rec., 132, 247-259.

309 - LEBLOND C.P., MERZEL J., CHENG H.(1968) - Cell renewal in the crypts of Lieberkühn of the small intestin in mice. IIIrd Int. Congr. Histochem. Cytochem., Springer Verlag, New-York, 138-139.

310 - LESHER S., FRY R.J.M., KOHN H.I.(1961) - Age and the generation time of the mouse duodenal epithelial cells. Exp. Cell Res., 24, 334-343.

311 - LESHER S., BAUMAN J.(1969) - Cell kinetics studies of the intestinal epithelium: maintenance of the intestinal epithelium in normal and irradiated animals. Nat. Cancer Inst. Monogr., 30, 185-198.

312 - LIPKIN M., SHERLOCK P., BELL B.(1962) - Generation time of epithelial cells in the human colon. Nature, 195, 175-177.

313 - LIPKIN M., SHERLOCK P., BELL B.(1963) - Cell proliferation kinetics in the gastro intestinal tract of man; II. Cell renewal in stomach, ileum, colon and rectum. Gastroenterology, 45, 721.

314 - LIPKIN M., DESCHNER E.(1968) - Comparative analysis of the gastro intestinal tract of newborn hamster. Exp. Cell Res., 49, 1-12.

315 - LIPKIN M.(1973) - Proliferation and differentiation of gastro intestinal cells. Physiol. Rev., 53, 891-915.

316 - LOEHRY C.A., CROFT K.N., SINGH A.K., CREAMER B.(1969) - Cell turnover in the rat small intestin mucosa: an apparaisal of cell loss. Gut, 10, 13-18.

317 - LORAN M.R., CROCKER T.T.(1963) - Population dynamics of intestinal epithelium in the rat, two month after partial resection of the ileum. J. Cell Biol., 19, 285-291.

318 - MAC DONALD W.C., TRIER J.S., EVERETT N.B.(1964) - Cell proliferation and migration in the stomach, duodenum and rectum of man: radioautographic studies. Gastroenterology, 46, 405-417.

319 - MAC MINN R.M.H.(1954) - The rate of renewal of intestinal epithelium in the rat. J. Anat., 88, 527-532.

320 - MATSUYAMA M., SUZUKI H.(1970) - Differentiation of immature mucous cells into parietal, argyrophile and chief cells in stomach grafts. Sciences, 169, 385-387.

321 - MERRILL T.G., SPRINZ H., TOUSIMIS A.J.(1967) - Changes of intestinal absorptive cells during maturation: an electron microscopic study of prenatal, postnatal and adult guinea pig ileum. J. Ultrastr. Res., 19, 304-326.

322 - MERZEL J., LEBLOND C.P.(1968) - Renewal of goblet cells in the small intestin of the mouse. Anat. Rec., 160, 393. (résumé)

323 - MERZEL J., LEBLOND C.P.(1969) - Origin and renewal of goblet cells in the epithelium of the mouse small intestin. Am. J. Anat., 124, 281-306.

324 - MESSIER B.(1960) - Renewal of the colonic epithelium of the rat. Am. J. Digest. Dis., 5, 833-835.

325 - METTAM A.E.(1895) - Paneth's granules and the formation of mucus: some remarks upon Brünner's glands in certain of the domestic animals. Proc. Scot. Micr. Soc., 2, 260-274.

326 - MURRAY E.G., JACQUIERT C.(1937) - Bull. Histol. Tech. Micr., 14, 106-113. in LEBLOND, WALKER (1956)(307).

327 - MYHRE E.(1960) - Regeneration of the fundic mucosa in rats. A.M.A. Arch. Path., 70, 476.

328 - ODARTCHENKO N., HEDINGER C., RUZICKA J., WEBER E.(1970) - Cytokinetics of argentaffin cells in mouse intestinal mucosa. Virchows Arch. B. Zellpath., 6, 132-136.

329 - O'CONNOR T.M.(1966) - Cell dynamics in the intestin of the mouse from foetal life to maturity. Am. J. Anat., 118, 525-536.

330 - PARAT (1923) - Contribution à l'histophysiologie des organes digestifs de l'embryon. L'apparition des cellules de Paneth chez le foetus humain. C.R. Ass. Anat., 23,423-426.

331 - PATZELT V.(1936) - Der Darm; in: Handbuch der Mikroskopishen Anatomie des Menschen. Vol III, pp 111-120. W. von Möllendorff ed., Springer Verlag, Berlin.

332 - QUASTLER H., SHERMAN F.G.(1959) - Cell population kinetics in the intestinal epithelium of the mouse. Exp. Cell Res., 17, 420-438.

333 - RAGINS H., WINCZE F., LIU S.M., DITTBRENNER M.(1968) - The origin and survival of gastric parietal cells in the mouse. Anat. Rec., 162. 99-110.

334 - RAMOND M.F.(1904) - La desquamation de l'épithélium de l'intestin grèle au cours de la digestion. C.R. Soc. Biol., 56, 171-173.

335 - RUNDELL J.O., LECCE J.G.(1972) - Independence of intestinal epithelial cell turnover from cessation of absorption of macro-molecules in the neonate mouse, rabbit, hamster and guinea pig; Biol. Neonate, 20, 51-57.

336 - SAWICKI W., ROWINSKI J., MACIEJEWSKI W., KWARECKI K.(1968) - Kinetics of proliferation and migration of epithelial cells in the guinea pig colon. Exp. Cell Res., 50, 93-103.

337 - SCHULTZE B., HAACK V., SHMEER A.C., MAURER W.(1972) - Autoradio graphic investigation on the cell kinetics of crypts epithelium in the jejunum of the mouse. Cell Tissue Kinet., 5, 131-145.

338 - SHARPLES W.(1945) - Histogenesis of the argentaffin cells in the stomach and intestin of the rat. Anat. Rec., 91, 107-117.

339 - STEVENS C.E., LEBLOND C.P.(1947) - Rate of renewal of the cells of the intestinal epithelium in the rat. Anat. Rec., 97, 373. (résumé)

340 - STEVENS C.E.(1952) - Rate of renewal of the mucous epithelial cells in the body of the stomach of the rat. Anat. Rec., 112, 392. (résumé)

341 - STEVENS C.E., LEBLOND C.P.(1953) - Renewal of the mucous cells in the gastric mucosa of the rat. Anat. Rec., 115, 231-245.

342 - STEVENS HOOPER C.E.(1956) - Cell turnover in epithelial populations. J. Histochem. Cytochem., 4, 531-540.

343 - SUM P.T., PRESHAW R.M.(1968) - Growth of the parietal cell population in the gastric mucosa of the Beagle dog. Gastroenterology, 54, 1050-1056.

344 - TEIR H., SCHAUMAN A., SUNDELL B.(1952) - Acta Anat., 16, 233-244. in LEBLOND, WALKER (1956)(307).

345 - THRASHER J.D., GREULICH R.C.(1966) - The duodenal progenitor population; III. The progenitor cell cycle of principal, goblet and Paneth cells. J. Exp. Zool., 161, 9-19.

346 - TOWNSEND S.F.(1961) - Regeneration of gasteic mucosa in rats. Am. J. Anat., 109, 133-147.

347 - TROUGHTON W.D., TRIER J.S.(1969) - Paneth and goblet cells renewal in duodenal crypts. J. Cell Biol., 41, 251-268.

348 - WIDNER W.R., STORER J.B., LUSHBAUGH C.C.(1951) - Cancer Res., 11, 877-884. in LEBLOND, WALKER (1956)(307).

349 - WINAWER S.J., LIPKIN M.(1969) - Cell proliferation kinetics in the gastro-intestinal tract of man; IV. Cell renewal in the gastro-intestinal mucosa. J. Nat. Cancer Inst., 42, 9-17.

350 - WOLFSBERG M.(1964) - Cell population kinetics in the epithelium of the forestomach of the mouse. Exp. Cell Res., 35, 119-131.

-o-o-o-

PLAN

-o-o-o-

Pages

INTRODUCTION 1

PREMIERE PARTIE: ANATOMIE 2

I. LE CHAT 2

I.1. Anatomie de l'estomac 2

I.1.1. Conformation externe 2

I.1.2. Conformation interne 2

I.1.3. Situation et rapport 4

I.1.4. Quelques données numériques 4

I.2. Anatomie de l'intestin 4

I.2.1. Quelques données numériques 4

I.2.1.1. Longueur 4

I.2.1.2. Capacité 5

I.2.2. L'intestin grèle 5

I.2.2.1. Le duodenum 5

I.2.2.2. Le jejunum 5

I.2.2.3. L'ileon 6

I.2.3. Le gros intestin 6

I.2.3.1. Le caecum 6

I.2.3.2. Le colon 6

I.2.3.3. Le rectum 8

II. LE CHIEN 8

III. LE COBAYE 16

IV. LE FURET 21

V. LE HAMSTER 24

VI. LE LAPIN 28

VII. LE RAT 36

VIII. LA SOURIS 40

DEUXIEME PARTIE: HISTOLOGIE 43

A/ L'ESTOMAC 43

Pages

I. RAPPELS SUR LA STRUCTURE DE L'ESTOMAC 43
I.1. La tunique muqueuse 44
I.1.1. L'épithélium de revêtement 44
I.1.2. Le chorion 46
I.2. La tunique musculaire-muqueuse 46
I.3. La tunique sous-muqueuse 47
I.4. La tunique musculeuse 47
I.5. La tunique séreuse 47
I.6. Vascularisation 47

II. VARIATIONS SELON LES REGIONS 47
II.1. Les zones principales 48
II.1.1. Le pré-estomac 48
II.1.2. Le fundus 48
II.1.2.1. Les cellules muqueuses du collet 51
II.1.2.1.1. Description 51
II.1.2.1.2. Description en microscopie électronique ... 51
II.1.2.2. Les cellules principales 52
II.1.2.2.1. Description 52
II.1.2.2.2. Description en microscopie électronique ... 52
II.1.2.3. Lescellules bordantes 54
II.1.2.3.1. Description 54
II.1.2.3.2. Description en microscopie électronique ... 56
II.1.2.4. Les cellules argentaffines 58
II.1.2.4.1. Description 58
II.1.2.4.2. Description en microscopie électronique ... 59
II.1.3. L'antre pylorique 61
II.1.3.1. Les cellules muqueuses 64
II.1.3.1.1. Description 64
II.1.3.1.2. Description en microscopie électronique ... 65
II.1.3.2. Les cellules argentaffines 68
II.2. Les zones de transition 69
II.2.1. Le cardia et la zone cardiale 69
II.2.1.1. Le cardia 69
II.2.1.2. La zone cardiale 71
II.2.1.2.1. Les glandes cardiales 71

Pages

II.2.1.2.2. Extension de la zone cardiale 73
II.2.2. Le pylore 74

III. ETUDE QUANTITATIVE 76
III.1. Le chat 76
III.1.1. La muqueuse gastrique 76
III.1.1.1. Poids de la muqueuse 76
III.1.1.2. Epaisseur de la muqueuse 76
III.1.1.3. Composition de la muqueuse 76
III.1.1.4. Taille des glandes gastriques 77
III.1.2. Les différents types cellulaires 77
III.1.2.1. Les cellules principales 77
III.1.2.1.1. Quantité 77
III.1.2.1.2. Répartition 77
III.1.2.2. Les cellules bordantes 78
III.1.2.2.1. Quantité 78
III.1.2.2.2. Répartition 78
III.2. Le chien 81
III.3. Le cobaye 86
III.4. Le hamster 89
III.5. Le lapin 89
III.6. Le rat 91
III.7. La souris 94

B/ L'INTESTIN
I. RAPPELS SUR LA STRUCTURE DE L'INTESTIN 95
I.1. La tunique muqueuse 95
I.1.1. L'épithélium 95
I.1.1.1. Les entérocytes à "plateau strié" 95
I.1.1.1.1. Historique 95
I.1.1.1.2. Description 96
I.1.1.1.3. Description en microscopie électronique 96
I.1.1.2. Les cellules caliciformes 101
I.1.1.2.1. Description en microscopie électronique 101
I.1.1.3. Les cellules argentaffines 105
I.1.1.4. Les cellules de Paneth 105

Pages

I.1.1.4.1. Historique 105
I.1.1.4.2. Localisation 106
I.1.1.4.3. Description 106
I.1.1.4.4. Description en microscopie électronique 107
I.1.2. Le chorion 110
I.2. La tunique musculaire-muqueuse 110
I.3. La tunique sous-muqueuse 111
I.4. La tunique musculeuse 111
I.5. La tunique séreuse 111
I.6. Innervation intrinsèque 111

II. VARIATIONS SELON LES DIFFERENTS SEGMENTS DE L'INTESTIN 112
II.1. Principales caractéristiques des deux grandes parties de l'intestin 112
II.1.1. L'intestin grêle 112
II.1.1.1. Les anses intestinales 112
II.1.1.2. Les valvules conniventes 112
II.1.1.3. Les villosités intestinales 112
II.1.1.3.1. Définition 112
II.1.1.3.2. Variations selon les différents segments .. 114
II.1.1.3.3. Variations selon l'espèce 114
II.1.1.4. Les microvillosités 115
II.1.2. Le gros intestin 115
II.2. Les différents segments de l'intestin grêle 115
II.2.1. Le duodenum 115
II.2.1.1. Les glandes de Lieberkühn 116
II.2.1.2. Les glandes de Brünner 116
II.2.1.2.1. Historique 116
II.2.1.2.2. Répartition 118
II.2.1.2.3. Description 119
II.2.1.2.4. Description en microscopie électronique ... 120
II.2.1.2.5. Variations inter-spécifiques 123
II.2.2. Le jejunum 124
II.2.3. L'ileon 124
II.3. Les différents segments du gros intestin 124
II.3.1. Le caecum 125

Pages

II.3.1. Le caecum 125
II.3.2. Le colon 126
II.3.3. Le rectum 127

C/ ORIGINE ET RENOUVELLEMENT DE L'EPITHELIUM GASTRO-INTESTINAL 127
I. L'ESTOMAC 128
I.1. Le fundus 128
I.2. La région pylorique 129
I.3. La zone du pré-estomac 129

II. L'INTESTIN GRELE 130
II.1. Les entérocytes à "plateau strié" 130
II.2. Les cellules muqueuses 131
II.3. Les cellules endocrines 132
II.4. Les cellules de Paneth 133
II.5. Théorie unitaire 135

III. LE GROS INTESTIN 136
III
IV. TEMPS DE RENOUVELLEMENT CELLULAIRE 138
IV.1. Les principales méthodes utilisées 138
IV.1.1. L'index mitotique 138
IV.1.2. La méthode "de la colchicine" 138
IV.1.3. Le marquage cellulaire 139
IV.1.4. La régénération 139
IV.2. Résultats 139
IV.2.1. L'estomac 140
IV.2.2. L'intestin grêle 141
IV.2.3. Le gros intestin 142

CONCLUSIONS 143

BIBLIOGRAPHIE 146

-o-o-o-

Imp. Corep - 21, rue Viguerie - 31300 Toulouse - Tél. : 42.01.19